

SÉRIE A, N° 1177

N° D'ORDRE :

2042

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

P. KUCHARSKI

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'EXCITABILITÉ AUDITIVE EN FONCTION DU TEMPS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 27 décembre 1928, devant la Commission d'Examen.

MM. LAPICQUE. . . . *Président*

JOLEAUD } *Examineurs*
COMBES }

PARIS

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

SÉRIE A, N° 1177

N° D'ORDRE :

2042

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

P. KUCHARSKI

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'EXCITABILITÉ AUDITIVE EN FONCTION DU TEMPS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 21 décembre 1928, devant la Commission d'Examen.

MM. LAPICQUE . . .	Président
JOLEAUD . . .	} Examinateurs
COMBES . . .	

PARIS

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

—
1928

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires P. APPELL, M. MOLLIARD.

Prof. honoraires }
V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
R. DONGIER.
E. HÉROUARD.

Emile PICARD . . . Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS . . . Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT . . . Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET . . . Electrotechnique générale.
F. WALLERANT . . . Minéralogie
H. ANDOYER . . . Astronomie.
P. PAINLEVÉ . . . Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND . . . Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE . . . Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY . . . Zoologie (Evolution des êtres organisés).
G. URBAIN . . . Chimie minérale.
Emile BOREL . . . Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS . . . Aviation.
Jean PERRIN . . . Chimie physique.
Remy PERRIER . . . Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM . . . Physique.
M. MOLLIARD . . . Physiologie végétale.
E. CARTAN . . . Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE . . . Physiologie générale.
E. VESSIOT . . . Théorie des fonctions et théories des trans-
formations.

Professeurs . . .
A. COTTON . . . Physique générale.
J. DRACH . . . Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY . . . Physique.
Charles PÉREZ . . . Zoologie.
Léon BERTRAND . . . Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU . . . Théories chimiques.
E. RABAUD . . . Biologie expérimentale.
P. PORTIER . . . Physiologie comparée.
E. BLAISE . . . Chimie organique.
P.-A. DANGEARD . . . Botanique.
Paul MONTEL . . . Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT . . . Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSQ . . . Biologie maritime.
G. JULIA . . . Mathématiques générales.
A. MAILHE . . . Etude des combustibles.
L. LUTAUD . . . Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH . . . Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT . . . Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB . . . Géologie.
P. PASCAL . . . Chimie appliquée.
N. Chimie générale.

E. PÉCHARD . . . Chimie (Enseig^t P. C. N.).
V. AUGER . . . Chimie analytique.
M. GUICHARD . . . Chimie minérale.
A. GUILLET . . . Physique
C. MAUGUIN . . . Minéralogie.
L. BLARINGHEM . . . Botanique.
A. MICHEL-LÉVY . . . Pétrographie.
A. DEREIMS . . . Géologie
A. DENJOY . . . Calcul différ. et intégral.
H. BÉNARD . . . Physique (P. C. N.).
E. DARMOIS . . . Physique.
G. BRUHAT . . . Physique.
H. MOUTON . . . Chimie physique.
L. JOLEAUD . . . Paléontologie.
M. JAVILLIER . . . Chimie biologique.
A. DUFOUR . . . Physique (P. C. N.).
F. PICARD . . . Zoologie (Evolution des
êtres organisés).
ROBERT-LÉVY . . . Zoologie.
L. DUNOYER . . . Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND . . . Botanique (P. C. N.).
A. DEBIERNE . . . Radioactivité.

Secrétaire Daniel TOMBECK.



PRÉFACE

En présentant comme thèse de Sciences ces recherches sur l'excitabilité auditive, nous tenons à dire, en premier lieu, ce que nous devons à l'enseignement des maîtres sans lesquels elles n'auraient pas été possibles. Elles furent effectuées dans l'espace de six ans (1922-1928) au Laboratoire de Physiologie des Sensations du Collège de France sous la direction bienveillante de M. Henri Piéron. Elles font partie, en fait, d'une série d'investigations qui sont poursuivies dans ce Laboratoire sur les lois du temps des différentes catégories de sensations. C'est M. Henri Piéron qui nous y a incité. C'est lui aussi qui nous éclairait constamment en nous prodiguant des conseils grâce auxquels nous avons pu mener à bonne fin notre longue étude. Est-il besoin de dire que le sentiment de reconnaissance que nous avons envers lui est bien celui d'un disciple pour le maître qui l'a dirigé dans les sentiers de la recherche.

Mais des liens également manifestes rattachent ce travail à un autre laboratoire de Paris. Par certains de ses aspects, notre modeste contribution à l'Acoustique physiologique est en rapport avec un vaste ensemble de recherches sur l'excitabilité en fonction du temps et qui ont abouti à une conception nouvelle du fonctionnement nerveux. Sans avoir eu recours à la notion de spécificité neuronique et à celle de chronaxie, nous n'aurions pas été en mesure de dégager la signification de nos résultats expérimentaux. C'est bien en cherchant des lumières dans cet édifice qu'est l'œuvre de M. Louis Lapicque et de son école que nous avons pu tirer des conclusions théoriques des données obtenues dans notre recherche. Nous avons cependant encore d'autres motifs de reconnaissance envers ce maître. En suivant pendant deux ans son enseignement à la Faculté des Sciences nous avons acquis nombre de connaissances indispensables pour l'étude de la physiologie des sen-

sations. Nous ne saurions jamais oublier que c'est dans son laboratoire hospitalier que nous avons effectué une partie importante de nos recherches.

En reflétant la nécessité d'une liaison étroite entre les domaines de la physiologie des sensations et de la physiologie du système nerveux, notre travail peut être ainsi considéré comme le fruit de deux écoles dont les champs de recherche sont très voisins. Qu'il nous soit permis de le dédier, en témoignage de profonde gratitude, aux maîtres qui ont fondé ces écoles et dont l'enseignement nous a familiarisés avec les méthodes rigoureuses de la Science.

Nous tenons également à exprimer ici nos sincères remerciements à M. Lucien Bull qui nous a réservé une bienveillante hospitalité au laboratoire de l'Institut Marey et qui nous a apporté, maintes fois, aide et conseil.

INTRODUCTION

Les physiologistes et les physiciens, voués à l'étude des mécanismes impliqués dans le fonctionnement des organes des sens, ont été conduits de très bonne heure à reconnaître que, parmi les différents aspects que les réactions de ces organes pouvaient offrir, celui de leur durée s'imposait par son importance et qu'il y avait lieu de l'envisager en lui-même. Des observations précises jointes aux procédés d'expérimentation ont permis, en effet, d'établir que le processus physiologique de sensation déclenché par l'action du stimulus, loin d'être un phénomène quasi instantané, comporte une sorte d'évolution dans le temps, une allure propre de croissance et d'amortissement. Le terme d'inertie fut même adopté par certains auteurs pour mieux décrire aussi bien le retard qui se laissait observer entre le début d'action d'un excitant physique et la réponse sensorielle que la persistance de l'effet d'excitation après que le stimulus a cessé d'agir.

Bacon notait déjà en 1711 que l'intensité de la sensation augmente jusqu'à une certaine limite avec la durée de l'excitant. Et c'est encore au XVIII^e siècle qu'un physicien français d'Arcy (1765) cherchait à évaluer la durée de la persistance des impressions lumineuses. Cependant, ce n'est que depuis le milieu du siècle passé, à la suite des progrès réalisés dans le domaine des sciences physiques et biologiques, et aussi grâce à l'essor de la psychologie expérimentale, devenue une science autonome, que les recherches systématiques visant l'aspect chronologique des réponses sensorielles ont commencé à tenir une place notable dans l'ensemble des travaux psycho-physiologiques de laboratoire. Les résultats de ces recherches qui furent très nombreuses se résument dans une série de faits et de lois quantitatives, solidement établis, et dont le domaine ne cesse de s'enrichir d'apports nouveaux. Comme le montre la bibliographie psychologique et physiologique de ces dernières années, l'étude des lois du temps de sensation est activement poursuivie avec des méthodes perfectionnées, avec des techniques toujours plus précises.

Toutefois, les recherches d'aujourd'hui se différencient de celles du temps passé par un trait qu'on ne saurait assez souligner. C'est qu'on y tient compte dans une mesure toujours plus large des données acquises par la physiologie en matière d'excitabilité nerveuse et d'excitabilité générale. Ainsi, non seulement on est conduit à envisager nombre de problèmes nouveaux, mais aussi à interpréter les faits et les lois établis antérieurement à la lumière des conceptions physiologiques nouvelles.

Il apparaît même aujourd'hui que c'est en étudiant plus spécialement les lois de temps des sensations sur la base que fournit à la physiologie le point de vue physico-chimique qu'on peut réussir à pénétrer plus avant dans les mécanismes complexes et combien subtils de l'excitation sensorielle.

En particulier, les résultats auxquels ont abouti les recherches de H. Piéron sur le temps de latence visuelle sont des plus significatifs à cet égard.

Il importe de faire remarquer, cependant, que les données obtenues jusqu'à présent sur l'aspect chronologique de la réponse sensorielle se répartissent très inégalement suivant les différents appareils de réception. C'est, sans conteste, le domaine de la vision qui a été le plus exploré. Aussi ne serait-il pas exagéré de dire qu'en comparaison avec le chapitre « vision »

l'ensemble des travaux consacrés à d'autres catégories de sensations fait assez p. autre figure. Les recherches faisant l'objet de ce travail ont été entreprises précisément pour combler quelques lacunes dans nos connaissances concernant le facteur « temps » dans la réception auditive.

Mais cela étant, on conçoit que pour mettre en relief la signification des problèmes de nos recherches, nous soyons forcément obligés à faire appel surtout aux données acquises dans le domaine voisin d'excitabilité lumineuse aussi bien que dans celui d'excitabilité nerveuse. C'est ainsi, en traçant d'abord les linéaments généraux du champ d'investigation que nous pourrions en formuler ensuite les points particuliers.

D'une manière générale, il y a lieu d'envisager dans l'allure que manifeste le développement dans le temps du processus physiologique sensoriel, trois phases fondamentales :

1° un temps de latence sensorielle constituant la phase infra-liminaire ;

2° un temps d'établissement de la sensation ou phase d'accroissement supra-liminaire ;

3° un temps de persistance et de décroissance de la sensation représentant la phase d'amortissement et de disparition de ce processus.

Le temps de latence sensorielle représente la durée qui s'écoule entre le début d'action d'un stimulus et l'éveil de la sensation. Il est donc comparable à la latence musculaire, au temps perdu de la réponse d'un muscle. Mais si l'on fait abstraction de la vitesse de transport de l'agent d'excitation physique, qui pour certaines catégories de stimulation n'est pas négligeable, il faut considérer dans la latence sensorielle au moins deux étapes, deux phénomènes distincts. Il y a d'abord une étape comportant la sommation progressive des effets de l'excitation qui détermine le phénomène physiologique conditionnant l'excitation du neurone sensoriel récepteur. C'est cette étape périphérique aboutissant au franchissement du seuil de la sensation qui a reçu le nom de temps d'action liminaire. Cependant, l'excitation du neurone récepteur une fois déclenchée, le processus physiologique de sensation n'a pas encore touché à sa fin. L'influx qui se propage le long du nerf pour atteindre le neurone de réception terminal comporte une durée dans laquelle le retard du franchissement des synapses n'est pas négligeable.

Or, l'étude des temps d'action a pu être abordée isolément

par une méthode qui consiste à déterminer les temps d'action liminaires correspondant aux différentes valeurs de l'intensité excitatrice. Si l'on emploie un stimulus de durée indéfinie, le seuil sera atteint avec une intensité excitatrice minimum qu'on a nommée seuil de base ou seuil fondamental. Mais, quand l'intensité s'accroît, le temps d'action liminaire se réduit, et l'allure de cette réduction peut être traduite sous forme d'une expression algébrique caractéristique.

D'autre part, l'étude de la latence générale de la sensation a pu être poussée assez loin en ayant recours à une méthode indirecte à savoir celle des temps de réaction. De fait, ce qu'on appelle en psychologie « temps de réaction », est en réalité le temps de latence du phénomène réactionnel. Il signifie, on le sait, la durée qui s'écoule entre le début de l'action du stimulus et la manifestation de la réponse motrice et qui comprend, dès lors, toutes les phases : centripète, centrale, et centrifuge de l'arc réflexe total.

Les recherches systématiques de H. Piéron ¹ sur la décroissance des temps de réaction en fonction des intensités croissantes du stimulus ont montré qu'il y avait une partie variable de ces temps tendant à 0, quand l'intensité excitatrice croît indéfiniment, et une partie constante irréductible, vers laquelle la première tend asymptotiquement. Comme l'allure de cette décroissance des temps de réaction offrait une analogie avec celle qui fut observée pour la variation des temps d'action, la seule interprétation plausible ne pouvait être que celle-ci : la partie réductible des temps de réaction correspond à la phase centripète du circuit réflexe total ; la réduction globale résulterait surtout de la décroissance des temps d'action, et aussi, mais en beaucoup moindre partie, de celle qui se produit pour le franchissement des synapses sous l'influence des intensités croissantes.

En s'adressant à des catégories différentes de stimulations, H. Piéron avait montré, en plus, que la même loi générale de décroissance était valable pour tous les organes de réception, et qu'elle pouvait s'exprimer par l'équation :

$$t = \frac{a}{i \pm b} + K,$$

1. H. PIÉRON, Recherches sur les lois de variation des temps de latence sensorielle en fonction des intensités excitatrices (*Ann. Psychol.*, 1914, XX, 17-96).

2. H. PIÉRON, Essai d'analyse expérimentale du temps de latence sensorielle (*Journ. de Psychol.*, 1920, XVII, 289-308).

où t signifie le temps, i l'intensité, K la limite irréductible des temps, et a , b sont des constantes expérimentales. Cependant, si la loi sous sa forme générale s'appliquait à tous les appareils sensoriels, les constantes expérimentales variaient suivant l'appareil étudié. Cela autorisait une seconde hypothèse selon laquelle divers organes de réception seraient caractérisés par des mécanismes d'excitation différents — hypothèse que les recherches ultérieures ont nettement confirmée.

Mais, d'autre part, la méthode des temps de réaction appliquée par H. Piéron à l'étude de la latence visuelle a permis de soumettre la latence de la sensation visuelle à une analyse autrement plus fine. En interprétant les données numériques fournies par l'étude des réponses aux excitations brèves et en les rapprochant de celles correspondant à l'excitation indéfinie ainsi qu'aux valeurs des temps d'action trouvées par la méthode directe, il fut conduit à mettre en évidence, dans la latence visuelle, trois phases distinctes : 1° un temps d'action strictement périphérique, comportant un processus rétinien de transformation photo-chimique ; 2° un temps de retard supplémentaire dû à l'excitation des neurones par les produits du processus photo-chimique ; 3° un temps de conduction de l'influx nerveux avec franchissement des synapses. Il importe de noter que ces trois phases de latence, numériquement précisées, loin de participer dans des proportions égales à la réduction commandée par l'accroissement de l'intensité du stimulus, présentent des lois de décroissance différentes ¹.

Ce qui vient d'être dit sur la phase générale de latence de la sensation, semble suffire pour montrer la complexité des éléments qu'elle peut comporter et pour faire entrevoir les problèmes que son étude soulève.

Quand le stade de latence a été dépassé à la faveur d'un stimulus de durée et d'intensité convenables, l'intensité apparente de la sensation n'atteint pas de suite son niveau définitif ; elle s'accroît progressivement, elle s'établit, pour ainsi dire, suivant une allure qui dépend de l'intensité du stimulus. Les recherches portant sur la vitesse d'établissement de la sensation lumineuse en fonction de l'intensité du stimulus (Swann, Exner, Charpen-

1. Ces résultats ont été confirmés plus tard par la méthode dite de masquage, voir H. PIÉRON, Recherches sur le temps de latence de la sensation lumineuse, (*Ann. Psychol.*, 1925, XXVI, 1-30), et aussi dans le même volume : Des données que fournit sur le mécanisme de l'excitation lumineuse l'étude du temps de latence sensorielle.

tier, Broca et Sulzer, Piéron et autres) ont montré que cette vitesse augmente quand l'intensité s'accroît, et que, pour une intensité donnée, le niveau atteint par la sensation est proportionnel à la durée d'action du stimulus jusqu'à une certaine limite. Ce n'est pas, d'ailleurs, pour la vision seule que le phénomène d'établissement supra-liminaire de la sensation a pu être constaté et soumis à une étude expérimentale. On a mis aussi en évidence l'établissement progressif de la sensation auditive à partir du franchissement du seuil (Exner, Kaffka, Sander).

Pour ce qui est enfin de la troisième phase caractérisant le processus physiologique de sensation, il est notoire que l'effet sensoriel peut persister après même que l'action du stimulus a cessé de s'exercer. La persistance de la sensation lumineuse a été surtout l'objet de nombreuses recherches qui datent, comme on le sait, depuis Talbot (1834) et Plateau (1835). Or, elle se montre aussi être fonction de l'intensité excitatrice. L'évanouissement de la sensation est notamment d'autant plus rapide que le niveau atteint par l'intensité apparente était plus élevé. À un établissement rapide correspond donc une persistance brève, alors qu'un établissement lent est lié à une disparition également lente de l'effet sensoriel.

Quelques recherches furent effectuées sur le problème de la persistance auditive. Elles visaient à en déterminer l'allure en fonction de la fréquence vibratoire, aussi bien qu'en fonction de l'intensité excitatrice (Mayer, Urbantchitch, Allen et Weinberg).

Ce coup d'œil rapide sur le domaine des recherches relatives aux lois du temps des sensations, réduit forcément aux faits les plus généraux, permettra de formuler et de situer avec plus de précision que cela n'eût été possible autrement, les problèmes qui étaient l'objet de nos recherches personnelles sur le processus d'excitation auditive. Nous avons visé notamment à déterminer :

1^o La variation des temps d'action liminaire en fonction de l'intensité du stimulus sonore ;

2^o La variation des durées caractéristiques d'excitabilité en fonction de la fréquence vibratoire du son ;

3^o La variation de la persistance auditive apparente en fonction de la fréquence vibratoire et de l'intensité.

Mais, avant de décrire les méthodes employées et d'en présenter les résultats acquis, il convient de faire l'historique des principales recherches se rapportant à ces problèmes, soit directement, soit indirectement.

I

HISTORIQUE DES PROBLÈMES

L'étude de la variation en fonction de l'intensité excitatrice du stimulus des temps d'action liminaire, pendant lesquels l'énergie absorbée par l'appareil sensoriel produit des effets qui s'additionnent jusqu'à atteindre le niveau nécessaire pour le déclenchement de la sensation, fut abordée il y a un demi siècle environ. Aussi le point de vue auquel se plaçaient les psychologues et les physiologistes de cette époque était inspiré par des notions dominant à cette époque, notamment par celle de « seuil de sensation » qui, à la suite des travaux de Fechner, se trouvait associée à un système d'idées connu sous le nom de psycho-physique. Tout comme on cherchait à déterminer le seuil d'intensité pour les différents organes sensoriels, on se préoccupait de connaître la durée minima du stimulus compatible avec l'éveil de la sensation. On ne tarda même pas à trouver une relation unissant ces deux facteurs. Pourtant, la notion d'excitabilité faisait longtemps défaut dans ces recherches poursuivies plus ou moins indépendamment de celles des physiologistes, portant sur l'excitabilité nerveuse et musculaire. Ce n'est que dans le temps récent qu'une jonction s'est établie entre les deux lignes de recherches en laissant apparaître le fond commun de toutes les manifestations de l'excitabilité.

Le physiologiste viennois Exner¹ s'adressa vers 1868 aux sensations lumineuses en cherchant à déterminer la relation entre la durée d'action et l'intensité du stimulus lorsque l'effet du seuil est atteint. Il trouva que les durées d'excitation décroissent en raison inverse des logarithmes des intensités excitatrices. Ce résultat impliquait qu'il y avait une économie de l'énergie quand on prolongeait l'action du stimulus.

La loi d'Exner fut contredite toutefois par les données obtenues par Bloch² (1886) avec une technique expérimentale

1. EXNER, *Sitz. d. Wiener Akad.* LVIII, 2, 601, 1868.

2. BLOCH, Expériences sur la vision (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XXXVII, 1885).

mieux appropriée au but de la recherche. Bloch établit notamment qu'entre 17 σ et 50 σ les éclairages étaient sensiblement en proportion inverse des temps de leur action. La formule exprimant cette relation est par conséquent $it = a$ (loi de Bloch) et veut dire que le produit de l'intensité i par le temps t correspondant au seuil est constant. Pour atteindre un même effet sensoriel, une même quantité d'énergie serait donc requise indépendamment de la durée pendant laquelle elle est absorbée.

Et, d'autre part, la formule dérivée $t = \frac{a}{i}$, traduisant la relation entre la durée d'action et l'intensité excitatrice, montrait que les temps liminaires décroissent en fonction de l'intensité du stimulus suivant une branche d'hyperbole équilatère asymptote aux coordonnées.

La recherche de Bloch apportait encore une autre donnée importante dont la vraie signification devait se dégager plus tard à la lumière des caractères fondamentaux du processus d'excitabilité. De fait, la relation $it = a$ ne se montrait plus valable au delà de 50 σ . Il y avait une limite de la durée d'excitation au delà de laquelle l'allongement du temps d'action ne comportait pas un accroissement d'efficacité. Aussi son dépassement n'entraînait-il pas une diminution corrélative de l'intensité excitatrice pour déterminer un même effet sensoriel. C'est bien cette durée d'excitation caractéristique qui a reçu dans la suite le nom de « limite de sommation » (H. Piéron). Cependant, le fait mis en évidence par Bloch impliquait aussi qu'à la limite de sommation correspondait une intensité-limite du stimulus au-dessous de laquelle on ne pouvait descendre. C'est ainsi qu'en même temps, l'existence d'un seuil fondamental se trouvait établie. Car s'il était possible, en allongeant indéfiniment la durée utile de l'excitation, de diminuer corrélativement l'intensité de l'excitant, on ne parviendrait jamais à déterminer une intensité liminaire pour une durée pratiquement infinie.

L'importance de la loi de Bloch apparaît très nettement quand on la rapproche de la loi photo-chimique de Bunsen-Roscoe (1861)¹. Ces deux physiciens ont montré que le taux de décomposition d'un sel d'argent par la lumière est fonction du temps pendant lequel on laisse agir les radiations lumineuses et que l'effet de décomposition réalisé est proportionnel à la

1. BUNSEN et ROSCOE, Photochemische Untersuchungen (*Ann. d. Physik*, CXVII, 1862).

quantité de lumière (ou à la quantité d'énergie, si l'on emploie une même longueur d'onde). Ainsi, ce qui compte dans la production de l'effet photo-chimique, c'est le produit, qui reste constant, de l'intensité par la durée d'exposition.

On conçoit que l'étroite analogie des lois de Bloch et de Bunsen-Roscoe ait dû inspirer l'hypothèse d'un mécanisme photo-chimique de la réaction rétinienne. Il faut noter cependant que ces deux lois, outre qu'elles ne traduisent l'allure réelle des phénomènes que d'une manière approchée, diffèrent sur un point essentiel. La loi de Bunsen-Roscoe ne comporte pas de limite de sommation. On peut allonger toujours la durée d'exposition de la plaque photographique en abaissant l'intensité des radiations de manière que la quantité de lumière fournie reste constante pour obtenir un effet photo-chimique sensiblement le même. Il est vrai que, suivant les données plus récentes, l'énergie cesse d'être constante quand on applique les durées d'exposition de plus en plus longues et qu'il faut, dans ce cas, des temps d'action plus longs que ceux qu'exigerait la loi de proportionnalité inverse simple. Il n'en reste pas moins que, pour obtenir un effet photo-chimique défini, le temps d'action peut être indéfiniment prolongé avec une réduction correspondante de l'intensité.

Or, le phénomène de sommation indéfinie fait défaut, comme il ressort des résultats de Bloch, dans la réaction rétinienne. Dans l'expérience *in vivo* on se trouve toujours en présence de cette limite, ce qui implique l'existence d'un mécanisme particulier à la base du processus d'excitation. En fait, lorsqu'un stimulus approprié exerce son action sur un tissu excitable, et que son intensité est suffisamment faible :

1° Il n'aura pas d'effet quelle que soit la durée pendant laquelle on le laissera agir ;

2° Pour la valeur d'intensité liminaire, tout allongement du temps au delà d'une durée « utile » n'aura pas plus d'efficacité supplémentaire.

Ce sont ces faits caractéristiques du processus d'excitation et qui révèlent l'existence d'un « facteur antagoniste » s'opposant à l'action excitatrice et déterminant le phénomène bien connu de « fuite » qui ont été, à côté des autres non moins importants, le point de départ dans les essais visant à élaborer une théorie physico-chimique de l'excitation. Il va de soi qu'un exposé tant soit peu sommaire de l'état actuel des travaux sur la théorie de l'excitation, serait ici une digression superflue.

Mais, en passant en revue les principales données acquises relativement au facteur « temps » dans l'excitation sensorielle et nerveuse, il importe de signaler au moins un modèle mécanique qui permet de saisir par une intuition directe les conditions quantitatives et temporelles de la mise en jeu de l'excitabilité. C'est le deuxième des deux modèles hydrauliques imaginés par L. Lapique ¹ et sur lesquels il s'est fondé pour apporter, d'accord avec les résultats de ses propres recherches, une importante modification à la théorie de Nernst. Avec ce modèle se laissent démontrer aussi bien l'inefficacité des stimuli trop faibles quoique indéfiniment prolongées dans le temps — que les conditions d'une moindre efficacité des courants dits progressifs non moins que la relation fondamentale entre la durée d'action et l'intensité du stimulus.

Dans l'étude des réactions sensorielles, on peut se trouver cependant en présence d'un processus d'excitation se jouant au niveau des appareils récepteurs périphériques, et dont le mécanisme ne serait pas le même d'un appareil à l'autre. C'est ainsi que le processus de transformation photo-chimique rétinien, correspondant à la phase strictement périphérique isolée par H. Piéron, paraît comporter un mécanisme d'excitation propre. On doit notamment aux recherches de Seelig Hecht ² un schème explicatif de la sensibilité photo-chimique impliquant un processus chimique réversible qui susciterait la formation en seconde étape, par catalyse, d'une substance excitatrice vis-à-vis du nerf.

En 1911, deux physiciens Blondel et Rey ³ reprirent le problème de la relation entre l'intensité et la durée d'action de la lumière, en effectuant, avec une technique plus précise que n'avait été celle de Bloch, une recherche « sur la perception des lumières brèves à la limite de leur portée ». Sans tenir compte de l'aspect physiologique de ce problème, ils ont admis la réalité d'une sommation illimitée en se fondant, d'ailleurs, non pas sur les résultats de leur propre travail, mais sur certaines observations relatives à la portée efficace des phares. Abstraction faite de cette conception manifestement erronée ils aboutirent à un

1. L. LAPICQUE, *Excitabilité en fonction du temps*, Paris, 1925 (voir chapitre ix).

2. S. HECHT, The photo-chemical nature of the photo-sensory process (*J. of Gener. Physiol.*, 1926).

3. BLONDEL et REY, Sur la perception des lumières brèves à la limite de leur portée (*J. de Phys.*, 1911, 5^e S.I., p. 530-550).

résultat qui constitue un pas en avant par rapport à la loi de Bloch. Ils montrèrent notamment que la quantité de stimulus nécessaire pour atteindre le seuil, loin d'être constante, variait comme fonction linéaire de la durée de l'excitation. La variation trouvée pouvait s'exprimer par la formule algébrique $it = a + bt$. Ainsi, Blondel et Rey ont mis en évidence pour l'excitation visuelle ce fait important qu'il faut une dépense plus grande d'énergie quand on étale son action dans le temps. Leur loi se signalait, d'autre part, par son identité avec celle que Hoorweg avait trouvée pour l'excitation électrique des nerfs moteurs.

Or, la loi de Blondel et Rey pareillement à celle de Bloch s'est montrée aussi n'être qu'une loi approchée.

Dans ses recherches systématiques sur la variation des énergies liminaires en fonction de la durée d'excitation, pour la vision périphérique aussi bien que fovéale, H. Piéron mit en évidence une allure encore plus complexe de cette variation. En portant les durées d'action liminaires en abscisses et les produits it (produits de l'intensité par le temps, représentant la quantité d'excitant et aussi l'énergie dans le cas où l'on opère avec une même longueur d'onde) en ordonnées, il obtint à partir de la valeur de l'abscisse correspondant à la limite de sommation, non pas une droite, mais une ligne courbe avec une légère concavité dirigée vers l'arc des abscisses ; il résultait en outre de ces recherches que l'énergie passe pour les temps très courts (20σ dans l'excitation des cônes et 3σ dans l'excitation des bâtonnets) par un minimum suivi d'un accroissement notable pour des durées encore plus brèves, ce qui montrait un accord avec les données enregistrées par Grinjs¹ et Noyons et avec l'allure de la variation de l'énergie liminaire dans l'excitation électrique des nerfs moteurs impliquée dans la loi de Horweg¹. Cependant, avec une technique expérimentale assurant un plus haut degré de précision, H. Piéron fut conduit à reconnaître le passage par un minimum de l'énergie liminaire dans l'excitation rétinienne comme une donnée inexacte. Et, d'autre part, L. Lapique a contesté expressément la réalité d'un tel comportement de l'énergie liminaire dans l'excitation électrique des nerfs².

1. H. PIÉRON, De la variation de l'énergie liminaire en fonction de la durée d'excitation pour la vision fovéale (*C. R.*, 170, p. 525, 1920) ; H. PIÉRON, De la variation de l'énergie liminaire en fonction de la durée d'excitation pour la vision périphérique (*C. R.*, 170, p. 1203, 1920).

2. ... « Le minimum d'énergie que l'on a cru constater dans les expériences sur l'excitabilité rapide doit être rapporté à une erreur commise en prenant

Quelques années après, en étudiant la variation des quantités liminaires dans l'excitation lumineuse d'un Lamellibranche, *Mya Arenaria*, H. Piéron lui trouva la même allure caractéristique ¹. Encore dans ce cas ce n'est pas la loi linéaire à laquelle ont abouti Blondel et Rey et plus récemment S. Hecht, mais une loi plus complexe et identique à celle établie pour la sensibilité lumineuse chez l'homme qui se montrait être l'expression de l'allure réelle du phénomène étudié. Aussi en généralisant ces résultats, H. Piéron proposa-t-il d'exprimer l'allure de la variation des quantités liminaires dans l'excitation sensorielle par une équation de parabole $it = \alpha t^{\nu}$ où α et ν sont des constantes empiriques ². Les valeurs expérimentales interpolées par la formule ci-dessus présentent, en effet, par rapport aux valeurs calculées un écart relatif moyen qui dépasse à peine 5 %.

C'est donc la loi parabolique qui doit être admise en définitive comme une loi générale de la variation des quantités liminaires entre deux limites d'une durée supérieure au delà de laquelle la sommation ne se fait plus et d'une durée inférieure probable, au-dessous de laquelle les énergies cessent de décroître.

Les expériences par lesquelles on est conduit à connaître la variation des quantités d'excitants liminaires consistent, bien entendu, à déterminer la variation des intensités excitatrices liminaires correspondant aux durées d'excitation définies. Or, en ce qui concerne la relation entre les intensités liminaires et les temps d'action, elle peut s'exprimer par une branche d'hyperbole asymptote à l'une des coordonnées et à une droite parallèle à l'autre coordonnée. On conçoit cependant que la formule hyperbolique en tant qu'elle est déduite de la loi de variation des quantités liminaires ne puisse être qu'approchée. En fait, d'autres formules d'interpolation sont également applicables. Mais, comme la loi hyperbolique a été aussi mise en évidence par Hoorweg et par Weiss relativement à l'excitabilité des nerfs moteurs, on la considère comme étant, d'une manière générale, caractéristique du processus d'excitation.

pour mesure de l'énergie le produit du carré du voltage par le temps lorsqu'il s'agit de durée de passage de l'ordre du dix-millième de seconde ». L. LAFRICQUE, Formule de l'excitation électrique en fonction du temps (*C. R.*, 1924, p. 935).

1. H. PIÉRON, Les lois de l'excitabilité lumineuse des Lamellibranches (*Bulletin de la Station Biologique d'Arcachon*, XXIII, 1926).

2. H. PIÉRON, De la loi de variation des quantités liminaires dans l'excitation sensorielle (*C. R.*, 1925, p. 819).

Outre l'allure complexe de la variation des énergies, les recherches déjà citées de H. Piéron ont permis d'établir une autre donnée importante. En étudiant l'excitation fovéale aussi bien que périphérique, il trouva notamment que la loi de variation bien qu'étant qualitativement la même pour les deux catégories d'éléments rétinien, ne s'appliquait à chacune d'elles qu'avec des constantes de temps nettement différentes, ce qui indiquait des vitesses d'excitabilité différentes.

Nous sommes ainsi amenés à exposer brièvement les principales recherches qui ont permis d'établir et de préciser la notion de constante de temps de l'excitabilité, notion dont l'importance pour l'étude des mécanismes sensoriels est capitale. Elle s'est dégagée des nombreuses recherches effectuées sur l'excitation électrique des muscles et des nerfs.

Depuis Du Bois Reymond, l'idée qui dominait pendant plusieurs dizaines d'années dans la science physiologique en matière de l'excitation nerveuse était que la cause de cette excitation réside dans la variation du courant électrique. « L'excitation est fonction de la dérivée de la densité du courant par rapport au temps. » C'est dans ces termes que Du Bois Reymond a traduit lui-même la loi générale de l'excitation qu'il avait établie sous une forme mathématique. Appuyée sur l'autorité du grand physiologiste, cette loi avait longtemps sur les esprits des chercheurs une prise considérable en dépit de certaines expériences (Grützner, Engelmann) d'où il résultait que le courant électrique pouvait avoir une action excitatrice effective sous le régime constant. En fait, Du Bois Reymond n'ayant jamais opéré que sur le sciatique de la grenouille, qui est un nerf à excitabilité rapide, et utilisant une technique impropre pour réaliser des durées de passage suffisamment brèves, n'a jamais été dans les conditions qui eussent permis de déceler l'intervention du temps. Au contraire, cette intervention dut apparaître avec netteté dans les expériences de Grützner et d'Engelmann, qui avaient pris comme objets physiologiques des muscles lents.

Celui qui démontra le premier l'intervention du temps dans l'excitation électrique des nerfs et qui tira de ses constatations des conséquences allant contre la loi de Du Bois Reymond fut Hoorweg (1892) ¹. En utilisant pour l'étude de l'excitabilité les décharges de condensateur, il établit des lois qui régissent

1. HOORWEG, *Pflügers, Arch. f. d. ges. Physiol.*, t. LIII, 1893.

la variation en fonction de la durée d'excitation de l'intensité du courant, de l'énergie électrique, et de la quantité d'électricité correspondant au seuil de la réaction. En ce qui concerne la variation de l'intensité du courant (ou du voltage qui représente l'intensité quand la résistance reste constante) Hoorweg trouva les relations suivantes : $V = aR + \frac{b}{c}$ où c désigne la capacité, c'est-à-dire la durée de décharge, V , le voltage, et R , la résistance invariable. De cette formule, qui est la principale, dérivent celles qui satisfont à la variation des autres facteurs envisagés. Or, l'allure de l'intensité trouvée par Hoorweg s'exprime par une branche d'hyperbole équilatère asymptote à l'axe des coordonnées et à une droite parallèle à l'axe des abscisses (axe des capacités ou des temps) élevée d'une hauteur égale à aR au-dessus du zéro des intensités. Pour ce qui est des quantités d'électricité, c'est la loi de variation linéaire qui s'en laisse déduire, identique à celle qui a été trouvée par Blondel et Rey pour les quantités de lumière dans l'excitation visuelle.

En 1901, G. Weiss¹, avec un rhéotôme balistique assurant des passages de courant très brefs et de forme rectangulaire, aboutit aux mêmes résultats que Hoorweg. Tout en réfutant péremptoirement par une expérience cruciale le rôle prétendu effectif de la variation du courant, il montra que c'est à la quantité d'électricité variable suivant le temps d'action que l'excitation du nerf était directement liée. Quant à la variation des quantités en fonction des durées d'excitation, il trouva aussi une loi linéaire dont la formule est $Q = it = a + bt$.

L'identité foncière des lois établies par ces deux physiiciens fut démontrée peu après par L. Lapique qui proposa de les réunir sous le vocable commun de « loi de Hoorweg-Weiss ».

Cependant, Lapique en montra aussi, en la vérifiant, le caractère approché. En réalité, la variation des quantités limitaires d'électricité est plus complexe que celle qui se laisse traduire par une droite. Pour les durées brèves et moyennes en particulier, les points expérimentaux marquent une légère concavité dirigée vers l'axe des abscisses. C'est donc encore une analogie avec l'allure complexe mise en évidence, en dernière étape des recherches, pour la variation des quantités limitaires dans l'excitation lumineuse.

1. G. Weiss, *Archives italiennes de Biologie*, 1901.

En étendant son étude de l'excitation des nerfs et des muscles sur les différentes espèces animales, aussi bien que sur les divers tissus nerveux et musculaires chez une même espèce, L. Lapicque fut conduit à constater que les divers objets excitables, tout en manifestant dans le jeu de leur excitabilité la relation fondamentale impliquée dans la loi de Hoorweg-Weiss, pouvaient être caractérisées par les différentes grandeurs de durée d'excitation. « Le temps n'a pas la même valeur pour les divers objets excitables — dit-il dans son ouvrage sur l'excitabilité — si nous voulons saisir l'influence de la durée dans l'excitation, il nous faut considérer dans chaque cas un certain ordre de grandeur de cette durée, des millièmes de secondes, et même des fractions de millièmes, quand il s'agit du gastro-cnémien de grenouille. » C'est cette donnée expérimentale qui est à la base de la notion de constante de temps dans l'excitation, ou de chronaxie, établie par L. Lapicque.

En partant des considérations théoriques qu'on trouve exposées et développées dans l'ouvrage cité, il proposa de caractériser l'excitabilité par deux paramètres permettant de calculer la valeur du seuil d'intensité pour toute durée donnée et de même la valeur de la durée liminaire pour toute intensité donnée. Or, la chronaxie (terme proposé par Lapicque : χρόνος $\equiv$ temps, αξία $\equiv$ valeur) est l'un de ces paramètres ou coordonnées caractéristiques et peut être trouvée par voie de mesure expérimentale. Pour y arriver, on détermine d'abord l'intensité du stimulus en excitation indéfinie — intensité pour laquelle l'effet du temps ne se manifeste pas encore — et la valeur enregistrée fournit le premier repère de la courbe exprimant la loi empirique de l'excitation, le premier des paramètres cherchés. C'est la « rhéobase » ² ainsi nommée par Lapicque parce que dans la figuration graphique elle représente la parallèle à l'axe des temps, la base au-dessus de laquelle commence la variation de l'intensité liminaire en fonction de la durée de passage du courant. En outre, la valeur de la rhéobase est posée égale à 1. On conçoit dès lors qu'il suffise de connaître la durée correspondant à un multiple quelconque de cette inten-

1. L. LAPICQUE, *L'excitabilité en fonction du temps. La chronaxie, sa signification et sa mesure*, Paris, 1926. C'est dans ce livre qu'on trouvera exposé sous une forme synthétique l'ensemble des travaux de L. Lapicque sur les problèmes de l'excitabilité.

2. On voit que les termes rhéobase, seuil de base et seuil fondamental sont équivalents.

sité rhéobasique, pour avoir le deuxième paramètre de l'équation. Pour raison de commodité expérimentale, L. Lapicque proposa de choisir comme durée liminaire caractéristique, celle qui correspond à l'intensité double de celle de rhéobase. C'est précisément cette durée d'excitation qu'est la chronaxie.

La notion de chronaxie fut introduite par L. Lapicque dans le domaine des recherches sur l'excitabilité en 1909. Elle s'est montrée depuis un instrument précieux d'investigation, tant au point de vue expérimental qu'à celui d'analyse théorique. Son importance tient à ce qu'elle peut servir comme indice de la grandeur de la vitesse caractérisant divers processus de nature physique ou chimique impliqués dans les réponses des tissus excitables.

Ainsi, la chronaxie est en relation avec la durée de la contraction musculaire, avec la vitesse de l'influx nerveux, et avec la rapidité de la variation de l'onde de négativité fonctionnelle. En ce qui concerne la durée de la contraction musculaire, il fut établi par Lapicque que la chronaxie d'un nerf est la même que celle d'un muscle innervé par ce nerf (Loi d'isochronisme du muscle et du nerf). Et comme, d'autre part, la vitesse de l'influx dans un nerf moteur est en raison inverse de la durée de la contraction du muscle (Loi de Carlson 1904) il s'ensuit que la vitesse de l'influx dans un nerf est en raison inverse de la chronaxie de ce nerf. Enfin, la rapidité de l'onde négative qui dépend de la vitesse de l'influx varie aussi en raison inverse de la chronaxie.

De nombreuses recherches que la méthode de la chronaxie a rendues abordables ont été effectuées par L. Lapicque et son école et ont abouti entre autres à une conception nouvelle du fonctionnement nerveux. Une notion particulièrement importante que ces recherches ont permis de mettre en lumière est celle de spécificité neuronique ou d'individualité fonctionnelle du neurone. Aussi est-ce sur cette notion qu'est fondée essentiellement la théorie générale du fonctionnement nerveux présentée par Lapicque en 1910¹. Ce qui caractérise un neurone au point de vue fonctionnel, c'est sa constante de temps, sa chronaxie. Il forme, en vertu de la loi d'isochronisme, une unité fonctionnelle avec le muscle qu'il innerve. Cependant, le passage de l'influx d'un neurone à l'autre obéit en principe à la

1. L. LAPICQUE, Principes pour une théorie du fonctionnement nerveux élémentaire (*Rev. gén. d. Sciences*, 1910):

même loi générale de synchronisme, les synapses fonctionnant tout comme des plaques motrices neuro-musculaires. C'est donc du degré de syntonisation, variable sous l'influence des divers facteurs, que dépendrait le jeu des associations centrales caractérisé par les phénomènes d'inhibition et de « frayage ».

Il n'est pas besoin d'insister sur l'intérêt considérable que cette notion de spécificité neuronique offre pour les recherches de physiologie des sensations. En effet, elle est tout désignée à prendre la succession de la notion classique d'énergie spécifique de J. Müller fondée, certes, sur les données d'expériences mais qui répondait aussi aux préoccupations d'un subjectivisme épistémologique. En faisant appel à une propriété mystérieuse des voies nerveuses sensorielles, par laquelle serait assurée la diversité des qualités sensibles, elle pouvait avoir de la valeur comme expression de certains faits plutôt qu'en tant qu'une hypothèse féconde de travail. Par contre, la spécificité neuronique telle qu'elle est établie par les recherches physiologiques d'aujourd'hui se trouve définie par un critère objectif et se montre révélabale par la méthode de mesure.

* * *

Alors que les phénomènes que pose le rôle du temps dans le processus d'excitation ont donné lieu, comme on le voit, d'après ce qui précède, à d'assez nombreuses recherches portant sur l'excitation visuelle, ils ont été beaucoup moins étudiés en ce qui concerne l'excitation auditive. Il y en a un cependant qui éveilla de bonne heure l'intérêt des physiciens et des physiologistes et qui devint l'objet de toute une série de recherches : c'est celui qui correspond à la question de savoir quel est le nombre minimum de vibrations nécessaire pour produire une impression de tonalité définie. Cette question, très importante en elle-même, est toutefois distincte de celle qui a trait au temps d'action, ainsi qu'à l'énergie liminaire. Elle relève de l'étude de l'influence propre de la forme vibratoire du stimulus qui constitue un facteur à part. On peut se demander, en effet, quel est le nombre de vibrations nécessaire pour produire une sensation de tonalité, tout en faisant abstraction de l'intensité ou de l'énergie de l'onde ou du train d'ondes en jeu. Ayant repris à notre tour l'étude de ce problème ¹, nous avons

1. P. KUCHARSKI. La sensation tonale exige-t-elle une excitation de l'oreille par plusieurs périodes vibratoires, une seule période ou une fraction de période ? (*Ann. Psychol.*, XXIV, p. 151-170, 1923).

pu montrer qu'une seule période suffit pour donner une sensation de tonalité définie. La méthode qui nous y a conduit a consisté dans la production d'un courant électrique destiné à activer la membrane du téléphone, comportant une seule oscillation complète, ou une fraction d'oscillation, telle qui commence à partir de la phase 0 de la période. L'appareil qui assurait cette allure de l'oscillation était le rhéotome de Monnier fondé sur les propriétés des lampes triodes et dont nous nous sommes servis, sous une forme modifiée, dans toute la série de nos recherches sur l'aspect chronologique de la sensation auditive.

Comme la description de la technique expérimentale fait l'objet d'un chapitre spécial, il suffira d'en signaler ici les propriétés essentielles : on peut produire une oscillation électrique unique commençant à partir de la phase 0 si on intercale dans un circuit de plaque d'une lampe oscillatrice une deuxième lampe qui ne laissera passer le courant qu'à la condition que son potentiel de grille soit affecté d'une valeur convenable. Cette condition est réalisée lorsqu'un courant rectangulaire ou une décharge de condensateur élève brusquement le potentiel de grille de la lampe « intermédiaire ». Le rhéotome de Monnier ayant été adapté primitivement aux décharges de condensateur c'est à ce mode de production de courant que nous avons eu recours en premier lieu. Pour évaluer la durée exacte de la durée de passage du courant, il suffisait de connaître les valeurs de la capacité et de la résistance et d'appliquer la formule bien connue de la décharge du condensateur. Mais il fallait tenir compte aussi de la portion définie de la décharge, supposée avoir une valeur utile au point de vue du fonctionnement du téléphone. A cet effet nous employions le procédé suivant : Le potentiel de grille étant maintenu, grâce à un potentiomètre, à une valeur critique, juste compatible avec l'arrêt de l'oscillation, on affectait cette grille d'une tension négative telle que la quantité d'électricité de la décharge, mesurée au galvanomètre balistique fût réduite de moitié de celle qui correspondait au potentiel primitif. C'est en utilisant cette technique qu'il était possible de réaliser une vibration unique comportant un cycle vibratoire complet et de mettre en évidence l'effet de l'excitation ainsi produite. Le son dont on réduisait progressivement la durée conservait notamment la même hauteur quand la durée de passage du courant ne correspondait qu'à une seule période.

En interprétant ce résultat, nous écrivions : « C'est la durée de chaque vibration prise isolément qui semble être cause spécifique d'une hauteur tonale donnée, en sorte que la répétition des vibrations peut être considérée comme un facteur accessoire ». Des vérifications de l'allure du courant activant le téléphone ne furent entreprises qu'ultérieurement à l'occasion des recherches sur les sons discontinus et montrèrent, en effet, que la forme se rapprochait beaucoup de la sinusoïdale et que la durée en était égale à une période. Or, le fait qu'une seule période suffit pour donner une sensation de tonalité définie peut contribuer à élucider d'une part, le mécanisme de réception strictement périphérique (en fournissant par exemple un argument contre la théorie de résonance) et, d'autre part, éclaircir aussi le processus d'excitation proprement dit, processus qui commence au niveau du premier neurone. Ainsi, on pourra se demander à la lumière de ce fait, si le processus physiologique de réception auditive implique une périodicité qui soit en relation avec la périodicité du stimulus et dans quelle mesure une période individuelle compte dans un train oscillatoire. On verra, du reste, plus loin, quel est le rôle de la période vibratoire comme telle dans la variation du temps d'action liminaire, quand on envisage cette variation en fonction de l'intensité, mais pour des fréquences vibratoires différentes.

Exner étudia le premier, vers 1876¹, avec peu de précision d'ailleurs, le développement dans le temps de la sensation auditive. Il se préoccupait avant tout de l'établissement supraliminaire de la sensation, et chercha à déterminer le nombre de vibrations nécessaire : 1° pour avoir la perception d'une tonalité définie ; 2° pour que l'intensité apparente du son atteigne son maximum. Il résultait de ses déterminations, que ce maximum était réalisé après environ 45 vibrations, quelles que fussent les fréquences vibratoires des sons.

Mais celui qui démontra le premier la dépendance de l'intensité de l'excitant sonore de la durée pendant laquelle on le fait agir fut l'otologiste viennois Urbantchitch. On lui doit notamment un intéressant mémoire publié en 1881, sous le titre « Ueber das An-und Abklingen acustischer Empfindungen » (Sur l'établissement et sur l'amortissement des impressions acoustiques)².

1. EXNER, *Pflügers Arch.*, XIII, 228, 1876.

2. URBANTCHITCH *Pflügers Arch.*, XXV, 323-342, 1881. Cf. aussi : URBANTCHITCH Des exercices acoustiques (trad. franç.) chez Maloine, 1897, p. 40.

Lui non plus ne fit de recherches systématiques sur le premier des deux problèmes indiqués dans ce titre. Mais, en excitant l'oreille avec un son très faible de diapason, se propageant à travers un tuyau de caoutchouc, il montra que, dans le cas d'une excitation « minimale », le seuil de la sensation n'était franchi qu'après une à deux secondes, et quelquefois même après un temps d'action plus long. Il trouva aussi que dans certains cas pathologiques, ce retard pouvait atteindre la valeur de dix secondes, et que d'autre part, chez certaines personnes la durée de l'établissement infra-liminaire n'était pas égale pour les deux oreilles. A la suite de ces expériences, Urbantchitch fut conduit à affirmer que « la sensation auditive dépend non seulement de l'intensité, mais encore de la durée de l'influence acoustique » et que « le même son à la même intensité peut se faire entendre ou ne pas être perçu suivant que sa durée a été plus ou moins grande ».

A la différence du problème d'établissement infra-liminaire de la sensation auditive, celui de la persistance sonore a inspiré plusieurs recherches expérimentales qui ont été effectuées avec des techniques plus perfectionnées. On devait même lui reconnaître une importance particulière, étant donné qu'il est lié à cet aspect de l'expérience auditive qui a fourni à Helmholtz le point de départ de sa théorie de résonance. Helmholtz est parti, on le sait, de l'observation des trilles qui, accusant des durées variables d'amortissement des notes, suivant les régions de l'échelle tonale, à savoir une netteté frappante dans les octaves aiguës et un caractère estompé dans les octaves graves, semblaient indiquer l'existence d'organes de réception élective fonctionnant en conformité avec les lois de résonance. Toutefois Helmholtz n'a fait lui-même aucune expérience en vue de préciser l'allure des phénomènes observables dans l'audition des trilles. Aussi n'a-t-il jamais envisagé la possibilité de distinguer ce qui, dans ces phénomènes, pouvait revenir à la persistance du processus physiologique déclenché par le stimulus d'avec ce qui devait être attribué aux divers degrés d'amortissement des excitants sonores eux-mêmes. Pourtant les instruments de musique dont il invoque l'exemple, en décrivant la production de trilles, donnent lieu à des oscillations librement amorties et ne sauraient, par conséquent, servir à la production de vibrations forcées qui se prêtent le mieux, comme excitant contrôlable, pour des recherches sur la persistance. Quoi qu'il en soit, ce sont uniquement les données fournies par l'observation des

trilles, qui en suggérant à Helmholtz l'idée de résonance, devaient apporter aussi, d'après lui la preuve décisive de l'existence au niveau de l'oreille interne d'appareils distincts pour la réception de sons de différentes fréquences ¹.

Tout en laissant de côté la chaîne du raisonnement de Helmholtz, il faut rappeler à propos de la persistance que c'est encore l'observation des trilles qui l'a conduit à déterminer *grosso modo* la faculté d'amortissement des résonateurs cochléaires. Elle correspondrait notamment au troisième degré du tableau qu'il a établi et qui exprime la relation entre le degré d'amortissement d'un corps vibrant quelconque et sa capacité de vibration résonnentielle. En outre, en admettant pour tous les résonateurs cochléaires le même degré d'amortissement correspondant à un même nombre de vibrations, il leur attribuait implicitement le même champ de résonance ².

Alfred M. Mayer fut le premier qui aborda le problème de la persistance auditive en se proposant d'en étudier la variation en fonction de la fréquence vibratoire. Dans son premier mémoire consacré à ce problème, et publié dans *l'American Journal of Science* de 1874, on trouve une loi numérique de variation de la persistance dans les limites de 128 à 1.024 v. d., impliquant notamment une décroissance d'allure hyperbolique de la durée de la persistance en fonction des fréquences croissantes. Cependant, ayant été pris de doutes sur la précision de sa technique expérimentale, et persuadé d'avoir obtenu par suite des causes d'erreur facilement révélabiles des valeurs de persistance inexactes (il s'agissait pour lui surtout des valeurs absolues) il reprit la question avec un meilleur dispositif expérimental. C'est en 1894 qu'il fit paraître les nouveaux résultats, peu différents d'ailleurs des précédents, quant à l'allure de la loi cherchée ³.

Or, comme l'allure du phénomène de persistance présente

1. HELMHOLTZ, *Die Lehre von den Tonempfindungen*, VI^e éd.

2. Dans son *Acoustique générale* (Paris, Delagrave, 1926). BOUASSE attire l'attention sur la manière dont Helmholtz envisageait les propriétés résonnentielles des résonateurs cochléaires : l'équation du mouvement vibratoire amorti étant $x = x_0 e^{-\frac{t}{h}} \sin 2\pi nt$ on peut considérer comme constant soit le facteur amortissant h , soit le décrément logarithmique lié à la grandeur précédente par la relation $h = \gamma n$ où n signifie, bien entendu, le nombre de vibrations. Or, Helmholtz admettait la constance de γ , cette manière devoir s'accordant mieux avec la variation du caractère des trilles suivant la région de l'échelle tonale (p. 158 et 159).

3. A. M. MAYER, *Researches in Acoustics* (*Amer. Journ. of Sc.*, 3^e sér., 57, 1-16).

au point de vue de la théorie de l'audition un intérêt notable, il ne sera pas inutile de considérer cette technique de plus près. Cela paraît d'autant plus indiqué que les résultats que nous avons obtenus nous-mêmes concernant la persistance, sont nettement contraires à ceux de Mayer, de même qu'ils sont en contradiction avec les données établies dans quelques autres recherches effectuées avec une technique expérimentale pareille à celle de cet auteur.

Mayer ayant admis l'impossibilité de connaître exactement la durée réelle de l'amortissement auditif, ne cherchait à déterminer que la « sensation résiduelle » correspondant à la persistance apparente, telle qu'elle se laisse étudier par la méthode d'interruption périodique de l'excitant. Le procédé d'expérimentation qu'il adopta devait donc s'inspirer de celui qu'on appliquait depuis Talbot à l'étude de la persistance visuelle. C'est à un disque tournant muni d'orifices équidistants et semblable à celui d'une sirène qu'il eut recours, par conséquent, pour interrompre le son périodiquement. Dans sa première recherche, Mayer plaçait ce disque entre le diapason et un résonateur sphérique destiné à remplir une fonction sélective et amplificatrice. Toutefois, il ne tarda pas à s'apercevoir qu'en disposant ainsi les principaux éléments de sa technique, il opérait avec un son de forme très complexe : deux sons secondaires et un son résultant dont la présence pouvait être facilement décelée par l'oreille se trouvaient engendrés par ce procédé. Aussi seules des personnes capables d'une discrimination de hauteur suffisamment fine étaient en mesure de fournir des réponses utilisables pour l'établissement d'une loi.

Pour éliminer cette cause d'erreur, Mayer introduisit dans son dispositif expérimental quelques modifications dont la principale consistait à placer le résonateur entre le diapason et le disque à orifices. Ainsi, le son renforcé pouvait être interrompu au passage des parties pleines du disque et se propager à l'oreille par un tuyau de caoutchouc fixé de l'autre côté de l'interrupteur à chaque passage d'un orifice. Il convient de noter que Mayer a pris aussi des soins minutieux pour rendre les distances entre les différentes parties de son dispositif aussi faibles que possible. Il a tenu enfin, pour l'évaluation de la persistance, un compte exact, non seulement des vitesses critiques de rotation, vitesses compatibles avec le son de fusion, mais aussi du rapport des diamètres des orifices du disque et de la bouche du résonateur. C'est dans ces conditions qu'il obtint

les résultats suivants : dans les limites de fréquence de 64 à 1.025 v. d., la durée de la persistance décroît suivant la formule empirique

$$D = \left(\frac{33.000}{N+30} + 18 \right) 0000,1$$

où D signifie la durée de la « sensation résiduelle » et N est le nombre de vibrations par seconde, la différence entre les valeurs expérimentales et les valeurs calculées étant insignifiante.

Ce qu'il faut souligner d'abord dans les résultats de la recherche de Mayer, c'est le fait même de la fusion se produisant avant que ne soit atteint l'intervalle minimum d'interruption ayant un sens au point de vue de la forme du stimulus, c'est-à-dire l'intervalle de durée d'une période. Il est évident, d'autre part, que la durée de persistance se réduit en fonction de la fréquence suivant une courbe assimilable à une branche d'hyperbole. Ainsi, la variation de persistance aurait une allure conforme à la loi d'amortissement des résonateurs idéaux, à celle précisément que Helmholtz croyait être valable pour les résonateurs cochléaires. En effet, la loi de Mayer, en tant qu'elle met en évidence une décroissance hyperbolique des durées pendant lesquelles les amplitudes vibratoires décroissent d'une même fraction de l'amplitude initiale, supposée identique pour toutes les fréquences étudiées, est impliquée dans la conception suivant laquelle l'amortissement se ferait avec un décrement logarithmique constant. En admettant donc qu'elle exprime l'allure réelle du phénomène de persistance auditive, on serait fondé d'y voir une vérification tout à fait satisfaisante de l'hypothèse du mécanisme résonantiel.

La question se pose donc de savoir dans quelle mesure la loi de Mayer peut être considérée comme traduisant exactement l'allure de la persistance auditive et la variation de cette phase de réception en fonction de la fréquence vibratoire. On ne saurait y répondre qu'en soumettant le dispositif expérimental au moyen duquel cette loi a été établie à un examen un peu plus détaillé.

Mayer visant à une perfection toujours plus grande de la technique expérimentale a refait lui-même ses expériences en modifiant le dispositif fondamental de trois manières différentes. Il lui importait surtout d'obtenir un contraste plus marqué entre les interruptions et les passages d'ondes en cherchant à supprimer l'échappée latérale du son qui devait se

produire, d'après lui, entre la surface du disque et l'ouverture du résonateur. Aussi a-t-il réalisé deux autres dispositifs avec des agencements tels que l'échappement latéral de l'onde acoustique pouvait paraître négligeable. Cependant, ces agencements, quoique bien appropriés à la fin pour laquelle ils avaient été imaginés, se montraient être la source de nouvelles causes d'erreur en donnant lieu aux bruits ainsi qu'aux sons parasites dont les caractères n'ont pas été précisés par Mayer. Or, ce qui ne laisse pas d'être frappant, c'est qu'avec les dispositifs qu'il a qualifiés lui-même de défectueux, Mayer a obtenu des résultats numériquement identiques avec ceux qu'il a enregistrés avec la technique reconnue comme la plus satisfaisante. Cela autorise évidemment une présomption pour considérer comme sujettes à caution, aussi les valeurs trouvées avec la technique présumée la meilleure.

Ainsi, à part l'objection d'un caractère général, à savoir : qu'en employant cette technique Mayer ne pouvait avoir un contrôle convenable de l'allure du stimulus, il y a lieu de formuler une série d'objections de détail permettant de douter que le stimulus utilisé eût été vraiment aussi simple que Mayer l'avait supposé. Elles sont les suivantes :

1° La séparation insuffisamment nette entre les passages et les interruptions du son ;

2° La présence de bruits et de sons parasites ;

3° La production possible du phénomène de réflexion à la suite de l'interruption brusque de trains d'ondes, d'où un plus long amortissement de la perturbation aérienne ;

4° L'inégalité des durées de passage et d'interruption qui résulte de la description de la technique de Mayer, ainsi que des chiffres indiqués par lui-même ;

5° L'impossibilité de connaître le nombre exact de périodes correspondant soit aux passages, soit aux arrêts du son, étant donné que l'interruption par le disque pouvait se produire à une phase quelconque de la période.

Il importe de remarquer, néanmoins, que malgré toutes les réserves qu'elle autorise quant à la forme et la durée de l'excitant acoustique, la technique de Mayer offrait des caractères de précision qu'on ne retrouve point dans les techniques employées dans les recherches ultérieures sur la persistance auditive, et qui étaient fondées sur le même principe.

En 1881, Urbantchitch ¹ publia dans le mémoire déjà cité

1. *Loc. cit.*

les résultats de ses expériences sur la persistance des impressions sonores. Il se servit pour l'interruption du son, d'un système pendulaire : au bout d'une tige oscillante autour d'un axe se trouvait fixé dans une boîte un tube en verre conduisant le son d'un diapason et dont l'extrémité passait, lors de l'oscillation, devant les extrémités de deux autres tubes en verre, ceux-ci immobiles et se continuant en tuyaux de caoutchouc pour laisser passer le son jusqu'aux oreilles ; ils pouvaient aussi être réunis sous forme de la lettre T pour assurer une réception monauriculaire. Pour connaître la vitesse de passage susceptible de caractériser la durée de la persistance, Urbantchitch déterminait le nombre d'oscillations du pendule, la grandeur de l'amplitude vibratoire, et la distance des deux tubes fixes placés de manière que le milieu de cette distance coïncidât avec la position d'équilibre du pendule. Les deux tubes fixes et le tube oscillant avaient le même diamètre et se touchaient presque pendant le passage du pendule. Comme source sonore, Urbantchitch employait quatre diapasons (sans recours aux résonateurs) donnant des notes C, Dis, c, dis qui correspondent respectivement aux fréquences de 66, 75, 132 et 150 v. d.

Avec cette technique, Urbantchitch a constaté que, pour une vitesse de passage du pendule suffisamment grande, la sensation reçue offrait les caractères de continuité et d'uniformité parfaites. Par contre, en diminuant la vitesse, on avait l'impression d'un son nettement double (Doppelton). Mais, pour une vitesse intermédiaire, on percevait un son à lacune (à fissure », Spaltton, suivant l'expression d'Urbantchitch), dont l'intensité ne semblait pas uniforme tout le long de sa durée. La vitesse diminuant, la lacune paraissait devenir de plus en plus marquée, jusqu'à l'apparition du son nettement double. Urbantchitch interprétait ce phénomène comme relevant d'un amortissement progressif de la sensation auditive. Aussi la méthode d'expérimentation consistait à faire indiquer le moment où le son prenait le caractère de dualité. Les expériences ont été faites avec excitation binauriculaire et monauriculaire alternativement, Urbantchitch cherchant à déceler une différence entre les deux modes de réception. Les données obtenues avec 3 sujets montrent d'une manière générale (il y a exception à cette règle) une décroissance de la durée correspondant à l'apparition du son avec une lacune nette, quand la fréquence vibratoire s'accroît. Pour donner une idée des valeurs numériques trouvées dans ces conditions par Urbantchitch, on peut

citer celles enregistrées dans une expérience où il était sujet lui-même ; elles sont notamment, pour l'oreille gauche : 0, 106 sec. pour 66 v. d. ; 0,096 sec. pour 75,40 v. d. ; 0,085 sec pour 132 v. d., et 0,074 sec. pour 150 v. d. Les données d'Urbantchitch présentent, d'ailleurs, une certaine dispersion des valeurs suivant les divers sujets et aussi pour un même sujet suivant les jours. Il en résulterait, en outre, qu'une durée de persistance plus grande serait caractéristique de l'excitation binauriculaire¹. Notons cependant que dans certaines expériences, Urbantchitch observait une allure inverse du phénomène, c'est-à-dire une augmentation de la durée de persistance pour des sons plus aigus.

La comparaison des résultats d'Urbantchitch avec ceux de Mayer montre que les durées de persistance enregistrées par le premier, sont notablement plus longues que celles observées par le second, mais cette divergence ne doit pas étonner, puisque chacun d'eux faisait réagir le sujet à un autre aspect du phénomène auditif dû à l'interruption périodique du son. Tandis que Mayer notait les réactions à la fusion des sons consécutive à une phase de papillotement, Urbantchitch considérait, au contraire l'apparition d'une succession nette d'impulsions comme donnant la vraie mesure de la persistance auditive.

Il est clair que quelques-unes des critiques formulées à propos de la technique de Mayer peuvent s'adresser aussi au dispositif expérimental d'Urbantchitch. Il y a lieu tout particulièrement de souligner la brève durée de l'excitation auditive totale, la faible intensité des sons utilisés et la propagation des ondes acoustiques par fentes latérales qui devait probablement avoir lieu étant donné que Urbantchitch a pris beaucoup moins de précautions que Mayer pour se mettre à l'abri des causes d'erreurs. Ainsi, les données numériques qu'il a rapportées dans son mémoire ne pouvaient pas ne pas inspirer quelques doutes concernant aussi bien l'exactitude des valeurs absolues que l'allure de la loi exprimant la variation de la persistance.

La question fut reprise plus récemment (1924) par Allen et Weinberg² qui se proposèrent d'étudier les lois de la variation

1. Une observation analogue fut faite par Exner dans la recherche sur l'intervalle minimum séparant deux bruits : il trouva aussi des valeurs plus élevées pour l'excitation binauriculaire que pour l'excitation monauriculaire. (*Pflügers Arch.*, XI, 417, 1875).

2. MOLLIE WEINBERG et FRANK ALLEN. On the critical frequency of pulsation of tones (*Philos. Mag.*, XLVII, 50-62, 1925).

de la persistance auditive, non seulement en fonction de la fréquence vibratoire, mais aussi en fonction de l'intensité excitatrice. A cet effet, ils eurent recours à la méthode du papillotement (flicker) sonore impliquant l'utilisation d'un dispositif tout analogue à celui de Mayer. Un son produit par une source sonore appropriée (en l'occurrence, le « Tonvariator » de Stern), et pouvant s'échapper par une ouverture circulaire pratiquée dans une boîte, était interrompu périodiquement par un disque tournant muni de quatre orifices équidistants et mis en rotation par un moteur. « Les plus grands soins ont été pris — disent les auteurs — afin d'éliminer tous les bruits extérieurs provenant du moteur, du disque et du chronographe. « Mais il fut trouvé « impossible avec les agencements qui étaient réalisables, d'em-
« pêcher qu'une partie du son (some sound) ne s'échappe pas
« de la surface de la boîte contenant la source sonore, et ne
« passe aussi à travers le disque. La rotation du disque pro-
« duisait une variation marquée d'intensité dans le train
« d'ondes, mais une transition subite, idéale, entre le silence
« et la pleine intensité n'a pas été obtenue. Il n'y a pas de doute,
« ajoutent Allen et Weinberg, que des améliorations notables
« sont possibles dans le contrôle du son et que ce contrôle cons-
« titue l'aspect le plus difficile du problème étudié ». Ce passage, extrait du mémoire de Allen et Weinberg, montre qu'ils se rendaient compte des défauts de leur dispositif, et sans doute aussi des causes d'erreurs qui devaient en résulter. Leurs expériences ont porté sur dix fréquences vibratoires comprises entre 140 et 285 v. d., et combinées avec dix valeurs différentes d'intensité. La marge de ces dernières était également très restreinte, puisque les valeurs extrêmes se trouvaient à peu près dans le rapport de 1 à 2.

En poursuivant des expériences dans de telles conditions, Allen et Weinberg ont abouti aux lois qu'ils considèrent comme traduisant l'allure du phénomène de persistance en fonction de l'intensité et de la fréquence.

La première de ces lois se rapportant à la relation entre la durée de la persistance D et la fréquence vibratoire N est la suivante :

$$D = \frac{K}{\sqrt{\log N}} + C$$

où K et C sont des constantes expérimentales. On voit qu'elle

diffère de celle de Mayer qui n'implique qu'une proportionnalité inverse simple entre D et N.

En ce qui concerne la relation entre l'intensité excitatrice et la durée de la persistance, Weinberg et Allen admettent la formule :

$$D = K' \sqrt{\log P + C'}$$

où P signifie pression ou intensité, et K' et C' sont deux constantes.

Vu les insuffisances de la technique employée, et la faible marge des fréquences et des intensités, on ne saurait considérer les résultats obtenus par ces auteurs comme solidement étayés. Aussi est-on dispensé d'en discuter la signification.

En 1925, un élève de Lazareff, N. Belikoff¹ entreprit de vérifier pour l'audition la validité de la loi de Talbot, d'après laquelle l'intensité de l'excitation produite par un stimulus interrompu régulièrement est égale, pour la vitesse d'interruption correspondant à la fusion des excitations isolées, à la moitié de celle qu'on obtient avec le même stimulus dans son action continue. Belikoff eut également recours à un dispositif expérimental comportant l'emploi d'un disque tournant destiné à interrompre régulièrement les ondes aériennes. En opérant avec des intensités très faibles (des intensités plus fortes donnant lieu à la production de sons dits d'interruption, « Unterbrechungstöne » de Abraham et Schäfer), il réussit à trouver, en effet, que le quotient des deux intensités soumises à la comparaison était sensiblement constant et égal à 0,5. C'est donc encore un résultat qui montre que des sons interrompus au moyen d'un disque tournant, sont susceptibles de fusionner pour une certaine vitesse de rotation, avant que l'intervalle d'interruption n'atteigne la durée d'une période.

Ce bref historique des recherches relatives au processus de l'excitation auditive et que nous avons précédé d'un exposé général des principaux résultats acquis dans le domaine de l'excitabilité nerveuse et sensorielle permettra sans doute d'envisager sur un fond plus large et avec le concours de notions plus précises, les résultats que nous avons obtenus dans nos recherches personnelles.

1. P. N. BELIKOFF, Über die Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes für das Gehör (*Pflügers Arch.*, CCIX, 37-39 p. 1925).

II

DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

Pour déterminer les lois de temps des sensations auditives, il fallait avoir recours à une technique expérimentale avec laquelle il fût possible de graduer avec précision aussi bien l'intensité que la durée de l'excitant sonore. Après de longs tâtonnements, il est apparu qu'aucune technique ne pouvait satisfaire mieux à cette condition que celle comportant l'emploi du rhéotome de M. A. Monnier, fondé sur les propriétés des lampes triodes ¹. Nous nous en étions, d'ailleurs, servi à notre satisfaction dans une recherche antérieure sur le nombre minimum de vibrations nécessaire pour produire la sensation de tonalité. Aussi se prêtait-il, après quelques adaptations indispensables, à l'étude des temps d'action et de la persistance des sensations auditives.

Voici en quelques mots le principe du fonctionnement de ce rhéotome : on n'ignore pas que dans le circuit d'une lampe triode, constituant un relai parfait, il est possible, en agissant sur la grille, de faire naître ou d'interrompre un courant d'une manière instantanée. C'est précisément cette propriété de la lampe triode qui a été mise à profit par A. M. Monnier pour réaliser des temps de passage très brefs, variables suivant la durée de décharge d'un condensateur. Grâce à un dispositif convenable (impliquant aussi l'emploi d'une lampe triode) une décharge de condensateur est produite à travers une résistance dont la valeur est en rapport avec la durée de passage qu'on veut obtenir. Le potentiel de grille d'une deuxième lampe s'en trouve brusquement élevé et cette variation de potentiel a pour effet d'amorcer l'oscillation dans une troisième lampe, celle-ci montée en oscillatrice. Pour éviter le courant permanent de la deuxième lampe, on ramène son potentiel de grille à une valeur convenable telle que le dépassement en serait déjà compatible avec l'oscillation. Cette valeur critique est obtenue par le jeu d'un curseur métallique glissant dans une rainure de bois

1. A. M. MONNIER, *C. R. de la Soc. de Biol.*, 28 juin 1924.

remplie d'une solution extrêmement faible de sulfate de zinc et constituant un potentiomètre liquide. On conçoit que pour la position critique du curseur, la décharge du condensateur ait la durée maxima dépendant exclusivement de la capacité et de la résistance appliquées.

Toutefois, la décharge du condensateur ayant une forme exponentielle, cette manière d'amorcer l'oscillation n'a pas pu convenir pour une recherche visant à déterminer la variation des temps d'action en fonction de l'intensité excitatrice. En utilisant les décharges de condensateur, on aurait obtenu, en effet, des trains d'onde plus ou moins rapidement amortis suivant l'intensité du courant initial. Ainsi, un stimulus ayant au début de son action une valeur liminaire au point de vue de l'efficacité sensorielle, aurait pu ne pas l'avoir du tout quelques instants après. Force était donc d'avoir recours à des ondes rectangulaires en combinant le rhéotome de A. M. Monnier avec un interrupteur mécanique. Dans notre dispositif, ce rôle d'interrupteur était rempli par un cylindre enregistreur pourvu de surfaces isolantes et conductrices et marchant à une vitesse sensiblement constante. C'est donc l'étendue relative de ces surfaces qui, pour une vitesse donnée du cylindre, commandait les durées de l'élévation du potentiel de grille et, partant, celles des trains d'oscillations agissant sur le récepteur téléphonique. Les durées de passage ainsi réalisées étaient comprises entre 0,8 sec. et 0,005 sec.

Le schéma du rhéotome dont nous nous sommes servi permettra d'en saisir mieux le fonctionnement (fig. 1).

La lampe triode A (correspondant à la lampe II du schéma de Monnier) et qu'on pourrait appeler lampe « intermédiaire » a sa grille soumise à l'action permanente du potentiomètre V. Par le jeu d'un curseur, le potentiel en est maintenu à une valeur critique telle que légèrement augmentée, elle aurait pour effet d'amorcer l'oscillation dans la lampe B, montée en oscillatrice. Or, le dépassement du potentiel critique est assuré par le fonctionnement du cylindre enregistreur (C. z) toutes les fois que par suite du contact des surfaces conductrices, un circuit sur 60 volts se trouve fermé. L'oscillation amorcée ainsi dans la lampe B dure aussi longtemps que ce contact. Un détail très important à noter, c'est que l'oscillation déclenchée avec un tel dispositif — que ce soit par une décharge de condensateur ou par un courant rectangulaire s'exerçant sur la grille de la lampe intermédiaire — prend toujours naissance à partir de la phase O

de la période oscillatoire. Il est aisé d'apprécier l'utilité de ce mécanisme pour des recherches d'acoustique physiologique. Le courant alternatif activant le téléphone n'étant pas interrompu à une phase quelconque, la membrane téléphonique démarre et s'arrête dans son mouvement oscillatoire d'une façon uniforme en partant de sa position d'équilibre et en suivant l'évolution vibratoire du courant. Il est aussi évident que ce mode d'interruption a une valeur considérable quand il s'agit d'interrompre un son à une grande fréquence, par exemple une fois pour deux périodes.

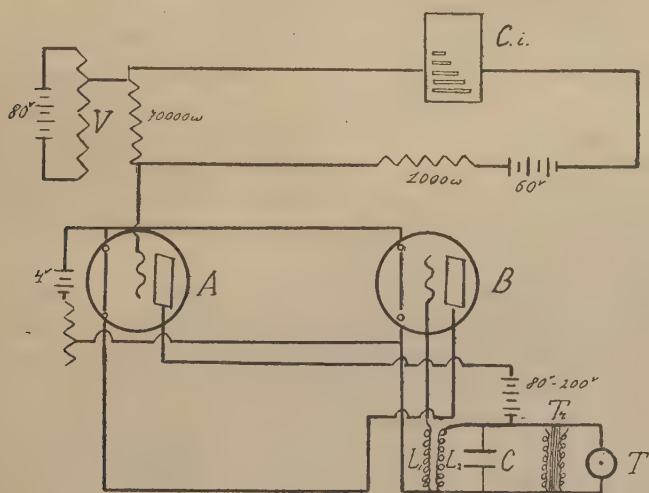


Fig. 1. — A, lampe intermédiaire, B, lampe montée en oscillatrice, V, potentiomètre liquide, L_1 et L_2 selfs, C, condensateur, T récepteur, T_2 transformateur, C. i. cylindre-interrupteur (le système du réglage d'intensité n'est pas représenté sur ce schéma).

On sait, d'autre part, que lorsque la condition-limite de l'oscillation est atteinte, une lampe oscillatrice est capable de fournir un courant sinusoïdal ¹; en pratique il est facile d'assurer cette condition d'un courant pur (ou se rapprochant de la forme sinusoïdale) en réalisant le couplage électro-magnétique juste suffisant pour amorcer l'oscillation. De fait, comme l'ont montré des oscillogrammes du courant activant le téléphone dans notre expérience, il n'était pas loin d'avoir cette forme. Par contre, l'emploi du cylindre comme interrupteur donnait

1. C. GUTTON, *La lampe à trois électrodes*, Paris, 1923 (p. 56 à 75).

lieu, par suite des frottements des contacts, à l'effet microphonique. Le son très faible produit au téléphone était, en conséquence, accompagné de légers bruits, plus marqués pour des sons graves que pour des sons aigus.

En ce qui concerne enfin le facteur intensité, la variation en était assurée par un shunt convenable fonctionnant en potentiomètre.

Comme source sonore nous avons employé le téléphone ¹. La proportionnalité directe entre l'intensité du courant et l'amplitude vibratoire était admise comme suffisamment établie. Dans les expériences relatives au temps d'action cinq sons différents ont été employés (100, 200, 250, 500 et 1.000 v. d.). Ils ont pu être produits par le choix convenable des capacités et des selfs du circuit oscillant des valeurs relatives desquelles dépend la fréquence des oscillations. Pour repérer la hauteur du son, on avait recours à la méthode de comparaison avec un son rendu par un électro-diapason. En éliminant les battements aux environs de l'unisson par le jeu d'un condensateur à variations continues, on était à même de réaliser l'unisson parfait.

Il faut dire encore quelques mots de la manière de procéder avec le téléphone comme source sonore dans les expériences comportant l'emploi des excitants juste perceptibles. Dans ces expériences, le récepteur téléphonique se trouvait notamment à une distance variable de l'oreille. En le déplaçant sur un support le long d'une échelle centimétrique, nous pouvions déterminer en peu de temps le seuil de base (seuil en excitation indéfinie) sans exposer le sujet à une fatigue excessive. Cependant, le maintien du téléphone à une certaine distance de l'oreille avait aussi un autre avantage : au cours des expériences préliminaires nous avons constaté qu'en activant la membrane du téléphone avec des courants brefs et faibles, on percevait à partir d'un temps de passage assez court (quelques centièmes de secondes), le téléphone étant bien appliqué contre l'oreille, un clic qui conservait un caractère inchangé alors même qu'on réduisait la durée de passage ou qu'on diminuait l'intensité du courant. Cela tenait évidemment à l'inertie de la membrane qui, dans ces conditions, demandait un courant plus intense pour entrer en vibration. Sans s'être avisé de cette particularité

1. Nous nous sommes servi du récepteur téléphonique type Brown (4.000 ohms) pour l'étude des temps d'action et de la persistance auditive pour le son de 1.000 v. d. Les recherches sur la persistance de 200 v. d. ont été effectuées avec un téléphone Thomson-Houston (500 ohms).

du téléphone relevant de l'inertie de la membrane, on aurait risqué, certes, d'enregistrer un fait paradoxal — comme cela nous est arrivé dans nos expériences préliminaires — à savoir que pour entendre un son bref, il suffit d'une intensité moindre que pour entendre un son de durée plus longue. Toutefois, en réalisant un courant suffisamment intense dans un téléphone, un peu éloigné de l'oreille, on était bien à l'abri d'une importante cause d'erreur. Comme, d'autre part, les bruits venant de la rue pouvaient gêner la perception des sons au voisinage du seuil, les expériences ont dû être poursuivies hors de Paris, notamment à l'Institut Marey, situé à Boulogne-sur-Seine où l'effet des bruits extérieurs était considérablement atténué.

Le mode d'expérimentation adopté après de nombreux essais était le suivant : le sujet ayant le téléphone du côté de son oreille droite et à la même hauteur que l'oreille appuyait sa tempe gauche contre une petite planche recouverte d'un coussinet et gardait la même position pendant l'expérience. La détermination du seuil de base avec un son continu de longue durée était effectuée en déplaçant le récepteur par rapport à l'oreille. Comme distance liminaire, nous prenions toujours celle qui était intermédiaire entre la position du récepteur pour laquelle le sujet entendait encore et la position où il cessait d'entendre. En mettant le cylindre interrupteur en marche, nous cherchions ensuite pour des durées d'excitation définies ainsi réalisées les valeurs d'intensité nécessaires pour produire une sensation liminaire ou bien nous procédions de la manière inverse : l'intensité correspondant à un multiple donné du seuil fondamental pris pour unité, restait invariable, et c'étaient des seuils de durée correspondant que nous déterminions par le jeu du cylindre interrupteur. Les réponses incertaines étaient écartées d'emblée. Seules des réponses nettement positives ou négatives furent enregistrées, les seuils étant pris comme situés entre ces valeurs extrêmes.

Pour étudier la persistance auditive, nous eûmes recours à deux méthodes d'interruption périodique du son. La première de ces méthodes à l'emploi de laquelle sont dus les résultats publiés dans une note préliminaire en 1927 ¹, consistait dans l'application des propriétés fondamentales du rhéotome de Monnier. Comme l'élévation du potentiel de grille de la lampe

1. P. KUCHARSKI, Sur la persistance des sensations auditives (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVII, p. 691.)

intermédiaire au-dessus de la valeur critique donne naissance à un train d'oscillations qui commence à partir de la phase O de la période vibratoire complète, il y avait lieu d'admettre qu'en interrompant périodiquement, au moyen d'un rhéotome mécanique, le courant destiné à produire cette variation de potentiel, de manière que les durées de passage et d'interruption comportent toujours une période complète ou un multiple quelconque de la période, nous obtiendrions dans l'oscillateur un courant alternatif discontinu où les vibrations séparées par des intervalles vides auraient aussi leurs cycles vibratoires complets. Une telle technique semblait d'autant plus indiquée que l'interruption d'un courant téléphonique au moyen d'un rhéotome mécanique, s'est montrée être la source des bruits accessoires assez marqués et faciles à expliquer, quand on pense que le courant se trouve ainsi coupé à des phrases vibratoires différentes, et que, par conséquent, les vibrations de la membrane téléphonique, loin d'être identiques doivent avoir une allure très irrégulière.

Des éléments nouveaux furent donc ajoutés au dispositif expérimental employé. C'est la « roue phonique » de Bull assurant une vitesse de rotation rigoureusement constante qui a paru convenir le mieux pour réaliser une interruption aussi régulière que possible du son excitateur. Mise à la place du cylindre, elle nous a permis d'interrompre périodiquement le plus grave des deux sons étudiés au point de vue de la persistance, à savoir le son de 200 v. d. Le principe de cet appareil est le suivant : un électro-diapason d'une fréquence vibratoire donnée interrompt un courant qui exerce son action sur un autre électro-aimant dans lequel il produit une variation périodique du champ ; une roue dentée ou plutôt pluripolaire est disposée devant les pôles de cet électro-aimant, de manière que la variation du champ puisse l'entraîner suivant la vitesse des alternances. La vitesse de rotation de la roue est donc fonction du nombre de dents aussi bien que de la fréquence vibratoire de l'électro-diapason, et se trouve ainsi rigoureusement constante. Dans nos expériences, un disque en cuivre, solidaire de la roue dentée, avec des parties isolantes d'ébonite incrustées à sa périphérie, et sur le bord duquel glissait un balai de cuivre, constituait l'interrupteur proprement dit.

De cette manière, le son de 200 v. d. pouvait être interrompu, suivant un rythme constant, 100 fois par seconde, deux périodes pleines étant par conséquent séparées par une période vide. Il

résulte des propriétés fondamentales du rhéotome signalées plus haut, qu'à chaque période pleine devait correspondre une vibration complète évoluant entre deux phases O consécutives.

Mais, d'autre part, pour mettre en évidence l'effet d'une interruption unique correspondant à une seule vibration, il nous a fallu encore mettre en jeu le cylindre interrupteur dont la vitesse de rotation assez lente (48 tours par minute) permettait d'espacer suffisamment la production de cet intervalle vide. Sur la surface conductrice du cylindre, une petite bande de surface isolante a été donc appliquée, qui, pour la vitesse de rotation indiquée, réalisait l'intervalle d'une période.

La même technique fut employée pour produire l'interruption correspondant à la durée d'un millième de seconde dans la recherche sur la persistance du son de 1.000 v. d. Une petite plaque isolante en ivoire ayant une largeur appropriée à la vitesse du cylindre, se trouvait incrustée dans la surface métallique de celui-ci, et déterminait l'intervalle en question.

Enfin, pour pouvoir interrompre périodiquement le son de 1.000 v. d. de manière qu'une période pleine soit toujours suivie d'une période vide, un anneau de cuivre du même diamètre que le cylindre a été ajouté à ce dernier, ayant sur toute sa circonférence de petites bandes transversales isolantes en alternance avec des bandes conductrices d'égale surface. Cet anneau interrupteur avait été confectionné en taillant sur sa circonférence de petites encoches rectangulaires soigneusement repérées d'abord à l'aide d'une machine à diviser et remplies après avec une matière isolante. Pour une vitesse convenable de rotation du cylindre, et avec 300 bandes isolantes sur l'anneau, on pouvait interrompre le son de 1.000 v. d. 500 fois par seconde, de la même manière que le son de 200 v. d.

L'emploi d'un stimulus de forme peu commune qu'était le stimulus constitué par un son interrompu à la fréquence maxima demandait une étude particulière de cette forme. Les expériences furent donc effectuées visant la vérification de l'allure du courant discontinu qui activait le téléphone. Des oscillogrammes furent pris par M. L. Bull, directeur de l'Institut Marey avec le galvanomètre à corde et par M. Alfred Fessard, directeur-adjoint du Laboratoire de Physiologie des sensations du Collège de France, avec l'oscillographe de Dubois. Il faut dire que quelques-uns des premiers oscillogrammes réalisés semblaient révéler un désaccord entre l'allure du courant alternatif discontinu et le phénomène acoustique observé au niveau du

téléphone. En fait, alors que les vibrations perçues offraient nettement le caractère de discontinuité tous les oscillogrammes n'accusaient pas la discontinuité du courant. Dans les premières tentatives d'enregistrement avec le galvanomètre d'Einthoven, ce n'est que l'oscillogramme obtenu pour le son de 1.000 v. d. qui montre une différence frappante entre l'allure du courant continu et celle du même courant interrompu. Comme on le voit sur les tracés reproduits ci-dessous (fig. 2), le nombre d'oscillations est réduit de moitié dans le cas de courant discontinu. Par contre, pour la fréquence de 200 v. d. on ne trouvait sur l'oscillogramme qu'une alternance plus ou moins régulière dans la hauteur des amplitudes.

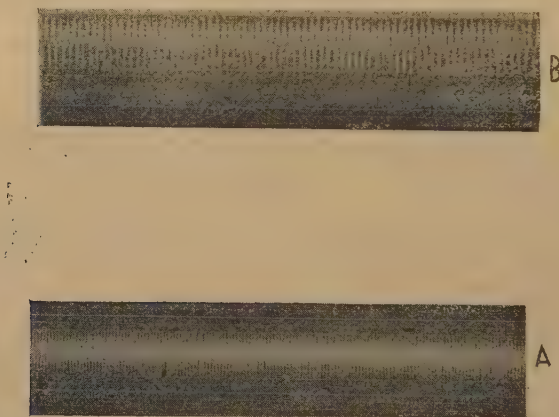


Fig. 2. — Oscillogramme du courant de 1000 v. d. activant le téléphone

A. courant continu.

B. Courant interrompu 500 fois par seconde.

Ces enregistrements furent repris après plusieurs mois d'intervalle en ayant recours à l'oscillographe de Dubois. Mais sur les oscillogrammes obtenus la discontinuité présumée n'apparaissait pas. Ce résultat négatif toujours en contradiction avec les caractères du son perçu au téléphone nous incita à reprendre la méthode d'interruption que nous avions d'abord écartée *a priori* comme impropre à réaliser un son discontinu avec une régularité indispensable dans la suite des périodes actives et des intervalles vides, à savoir la méthode qui consiste à interrompre directement le courant passant dans le téléphone.

Après que l'effet de la self du transformateur fonctionnant à la sortie du courant de l'oscillateur eût été réduit par une résistance appropriée (20.000 ohms) on pouvait déjà entendre au téléphone un son nettement discontinu, l'interruption étant assurée comme précédemment par le disque de la roue phonique. Toutefois, on a réalisé les conditions optima de la netteté et de la pureté du son discontinu en ajoutant en dérivation sur le circuit du téléphone une capacité de 0,4 microfarads qui semblait créer des conditions de résonance électrique. Au point de vue de la perception, l'effet observé était peu différent de celui obtenu avec la première méthode. Cependant, c'est le courant activant le téléphone dans ces conditions qui révéla sur son oscillogramme une discontinuité bien marquée. En examinant la reproduction du tracé (fig. 3) il est aisé de constater que les

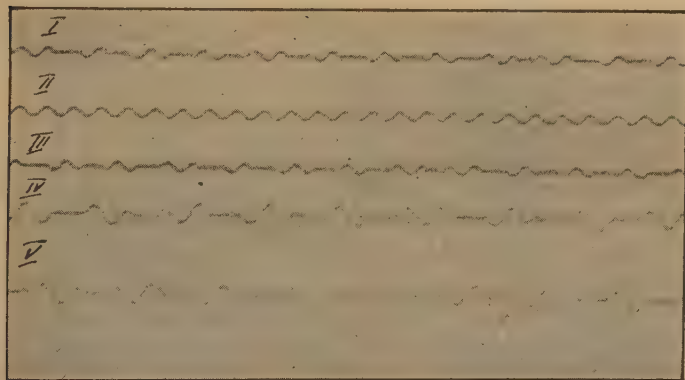


Fig. 3. — Oscillogrammes du courant de 200 v. d. continu et interrompu 100 fois par seconde (obtenus avec l'oscillographe de Dubois). I. courant interrompu, avec résistance et capacité dans le circuit téléphonique. II. courant continu dans les mêmes conditions. III. courant interrompu (sans condensateur). IV et V courant interrompu (sans résistance mais avec le condensateur).

distances correspondant aux cycles vibratoires et aux périodes vides sont à peu près égales et que les oscillations qui débutent sensiblement à partir de la phase 0 accusent une forme se rapprochant beaucoup de la sinusoïdale. Evidemment, la question doit se poser de savoir pourquoi dans le premier cas (action de l'interrupteur sur la grille de la lampe intermédiaire) le tracé enregistré avec l'oscillographe de Dubois n'offrait pas le caractère de discontinuité. Il y a lieu de penser, en particulier, à

l'inertie du courant de l'oscillateur résultant de l'emploi d'une self considérable. Cette supposition paraît se confirmer par certains tracés du courant continu qui font voir l'accroissement progressif de l'amplitude dans les périodes initiales du courant. Aussi est-ce par cette réduction de l'intensité physique qu'on doit expliquer la baisse de l'intensité apparente des sons discontinus étudiés par la première méthode. Si elle n'assurait pas (à en juger d'après les oscillogrammes) dans le cas du son de 200 v. d. une coupure nette (mais plutôt une alternance dans la grandeur des amplitudes successives) il n'est pas impossible que la résistance agissant au niveau du téléphone et réduisant les effets de la self n'ait contribué à la restitution du phénomène de discontinuité perçu à l'oreille.

En opérant avec la roue phonique, une précaution était à prendre : il était indiqué d'éloigner le récepteur téléphonique des électro-aimants de la roue qui étant le siège des variations régulières du champ, produisait, par l'effet d'induction, un ronflement à basse tonalité, détectable dans le téléphone.

Il convient d'attirer, en outre, l'attention sur les soins qu'il faut apporter au règlement des contacts quand on se sert d'interrupteurs mécaniques. Dans notre dispositif, une lame flexible avec un bout platiné, glissant sur la surface du cylindre assurait la fermeture du circuit. Encore fallait-il l'appliquer contre le cylindre avec une pression convenable, réalisable chaque fois par tâtonnement, et pour laquelle de légers bruits et des crachements résultant de l'effet microphonique du contact étaient réduits au minimum.

Au reste, quand ces crachements ne pouvaient être éliminés et suffisamment atténués (dans le cas notamment des sons graves) le sujet recevait la consigne de les abstraire de la tonalité du son entendu, celle-ci ayant exclusivement la valeur du stimulus. Ainsi, lorsque pour des durées d'excitation déjà considérablement raccourcies par le jeu de l'interrupteur, le sujet cessait de percevoir la tonalité tout en continuant cependant à entendre de faibles crachements dépourvus de caractère tonal, nous considérions l'excitation comme infra-liminaire. Les réponses obtenues dans ces conditions étaient toujours parfaitement concordantes.

III

RÉSULTATS

**A) Expériences sur la variation des temps
d'action en fonction de l'intensité excitatrice ¹**

Ces expériences visant à déterminer la loi qui relie les temps d'action liminaires aux intensités correspondantes du son ont été effectuées avec la fréquence de 1.000 v. d. Les déterminations des seuils de durée et d'intensité ont été faites pour six sujets, mais pour deux seulement nous avons déterminé les quatre points de la courbe exprimant la loi cherchée. Les valeurs enregistrées pour les autres sujets servaient surtout à confirmer les valeurs qui se sont révélées dans les expériences avec les deux sujets principaux. En raison de la faible dispersion des mesures, 60 déterminations furent faites au total dont 15 pour chaque point. Pour les deux premières valeurs (seuil de base et chronaxie) l'intensité était constante et le temps variable, pour les deux autres, c'était l'inverse. Rappelons que les intensités étaient toujours évaluées en multiples de l'intensité du seuil de base, prise comme égale à 1. Aussi, avant chaque mesure, nous déterminions le seuil fondamental.

Le tableau suivant composé de deux parties contient les valeurs expérimentales trouvées ² :

1. P. KUCHARSKI, Sur la loi de l'excitation de l'oreille (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCII, p. 690).

2. La présence des millièmes de secondes s'explique par le fait que nous prenions pour liminaires les valeurs moyennes entre deux valeurs extrêmes : une durée pour laquelle le sujet percevait encore l'excitant et une durée pour laquelle il donnait une réponse négative.

Temps d'action		Intensité liminaire	
Pour intensité = 1 (seuil de base)	Pour intensité = 2 (chronaxie)	Pour temps d'action = 10σ	Pour temps d'action = 5σ
145σ	30σ	3,60	5,25
145	25	3,50	5,00
135	35	3,55	5,30
120	40	3,10	5,75
115	35	3,35	5,25
130	40	3,20	5,80
120	45	3,25	5,20
130	35	3,75	5,10
130	25	3,95	5,00
115	35	3,45	2,25
105	35	3,60	5,75
125	25	3,45	5,25
110	35	3,25	5,00
130	45	3,45	5,10
130	35	3,35	5,80
Moy = 125σ	Moy = 34σ	Moy = 3,4	Moy = 5,3

En portant les intensités liminaires en abscisses et les temps d'action correspondants en ordonnées, on obtient une courbe assimilable à une hyperbole équilatère et toute semblable à celle qui exprime la variation des durées d'excitation liminaire dans l'excitation électrique des nerfs moteurs et dans l'excitation rétinienne. En effet, les valeurs ci-dessus sont interpolables par la formule :

$$(A) \quad t = \frac{a}{i - b} \left(a = 37,5; \quad b = 0,7, \text{ soit } t = \frac{37,5}{i - 0,7} \right)$$

qui est une équation d'hyperbole asymptote à l'axe des abscisses, et à une parallèle à l'axe des ordonnées éloignée de b du point d'origine, cette loi étant déduite d'une loi de variation de la quantité d'excitation électrique liminaire du type linéaire. ($it = a + bt$) (loi de Hoorweg-Weiss). La comparaison des temps observés et des temps calculés donne un écart moyen de 7 %. Cet écart est notablement moindre si l'on prend comme formule empirique d'interpolation :

$$(B) \quad t = \frac{a}{i^n} \left(a = 125; \quad n = 2, \text{ soit } t = \frac{125}{i^2} \right)$$

qui se montre donc plus satisfaisante (voir fig. 4 et 5).

Le tableau suivant contient les chiffres d'expérience et leurs écarts par rapport aux chiffres calculés :

i (intensité)	t durée	Erreur probable p. 100	t calculés avec formule A.	Écarts de la courbe A	t calculés avec la formule B	Écarts de la courbe B
1	125 σ	5,6	125 σ	0	125 σ	0
2	34 σ	5,8	29	+ 5	31	+ 3
3,4	10 σ	4,1	13,8	- 3,8	10,8	- 0,8
5,3	5 σ	3,7	8,5	- 3,5	4,4	+ 0,6

Les valeurs numériques ci-dessus permettent aussi de suivre la variation de l'énergie liminaire du son (produit it de l'intensité par le temps) en fonction de la durée d'excitation. Ces produits sont respectivement égaux à 125 ; 68 ; 34 ; 26,5 pour les

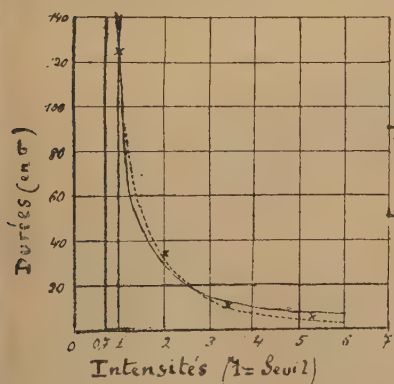


Fig. 4.

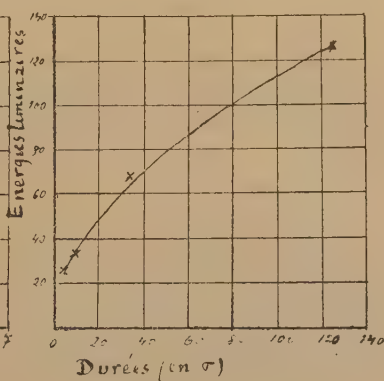


Fig. 5.

Fig. 4. — Variation des temps d'action en fonction des intensités. Trait plein : Courbe de la formule A ; trait pointillé : Courbe de la formule B ; Valeurs expérimentales représentées par des croix.

Fig. 5. — Variation des énergies liminaires en fonction des durées. Courbe correspondant à la formule $it = \sqrt{at}$ Valeurs expérimentales représentées par des croix.

durées étudiées et s'ordonnent par rapport à ces durées suivant une courbe à faible convexité, les énergies étant en réalité fonction parabolique des temps ($it = \sqrt{at}$, ce qui correspond au type B de notre formule d'interpolation, fig. 5). Ce résultat

montre que la quantité d'excitation, qui se confond ici avec l'énergie, n'est pas exactement une fonction linéaire du temps comme l'impliquent, en première approximation, les lois de Hoorweg-Weiss pour l'excitation électrique et de Blondel et Rey pour la vision, mais suit une allure analogue à celle établie par L. Lapicque pour la quantité d'électricité dans l'excitation des nerfs moteurs et par H. Piéron pour l'énergie liminaire dans l'excitation visuelle. Il confirme donc la loi générale de variation des quantités liminaires dans l'excitation sensorielle mise en évidence par H. Piéron et qui revêt précisément la forme parabolique : $it = \alpha t^\nu$; avec les constantes $\alpha = 3,535$, et $\nu = 0,5$ l'interpolation est très satisfaisante, l'écart moyen relatif n'étant que 2,5 % ¹.

B) Expériences sur les durées caractéristiques d'excitabilité auditive en fonction de la fréquence vibratoire.

Ces expériences furent effectuées avec la même technique que les précédentes. Elles avaient pour but de répondre à la question de savoir si les durées caractéristiques d'excitabilité (la limite de sommation et la chronaxie, en l'occurrence) variaient en fonction de la fréquence vibratoire ou bien si elles restaient constantes. La première recherche ayant fourni des données relativement au son de 1.000 v. d., nous nous sommes adressés aux fréquences de 500, 250, 200 et 100 v. d. Chacune de ces fréquences a été déterminée par la méthode de comparaison avec le son rendu par un électro-diapason de hauteur correspondante. Aussi le procédé expérimental était-il peu différent de celui appliqué pour la détermination de la loi des temps d'action. Mais, comme par suite des frottements du contact sur le cylindre, les sons s'accompagnaient de légers bruits et de crachements, les sujets recevaient la consigne de les abstraire de la tonalité. Ainsi, une impression dépourvue de caractère tonal et comportant uniquement des bruits, devait être considérée comme infra-liminaire. En faisant observer cette consigne, on obtenait des réponses tout à fait concordantes. Il importe aussi de remarquer que c'est la détermination de la

1. H. PIÉRON, De la loi de variation des quantités liminaires dans l'excitation sensorielle (*C. R.*, Séance du 23 novembre 1925).

limite de sommation qui présentait la plus grande difficulté. On conçoit, en effet, qu'en partant de la valeur d'intensité liminaire déterminée en excitation indéfinie, pour trouver ensuite la limite de durée à laquelle la sensation disparaît, on demande au sujet un effort d'attention considérable. Le son restant jusqu'à sa disparition juste perceptible, on peut cesser de l'entendre trop tôt à la suite de la fatigue ou de l'oscillation de l'attention. Par contre, en déterminant la chronaxie (c'est-à-dire le temps liminaire correspondant à une intensité double de celle du seuil fondamental) et ayant donc une signification analogue à la chronaxie de L. Lapicque) on réduisait progressivement la durée d'action d'un stimulus déjà nettement supra-liminaire, en sorte que la disparition de la sensation tranchait plus ou moins bien sur l'état d'excitation précédent. Comme les valeurs de temps enregistrées n'accusaient pas une variation plus grande d'un sujet à l'autre que celle qui se révélait pour un même sujet, il est superflu de rapporter les données numériques aux personnes qui les ont fournies par leurs réponses. Les valeurs chronaxiques furent déterminées avec l'aimable concours de 4 personnes ayant « l'oreille musicale » et capables d'un effort soutenu d'attention. Pour connaître les limites de sommation caractéristiques des quatre fréquences étudiées, nous nous sommes fondés sur les réponses données par deux ou trois personnes pour chaque fréquence. Le tableau ci-dessous montre les chiffres d'expériences accompagnés de leur coefficient de précision, ainsi que du nombre de déterminations.

Fréquence vibratoire	Chronaxie	Var. moy. %	Nombre de mesures	Limite de sommation	Var. moy. %	Nombre de mesures
100 v. d.	290 σ	6	20	630 σ	3,6	12
200 v. d.	170 σ	3,4	15	—	—	—
250 v. d.	137 σ	9	23	440 σ	6,3	22
500 v. d.	70 σ	8	20	240 σ	7	20
1.000 v. d.	34 σ	10	10	125 σ	8	15

Il résulte de l'examen de ce tableau que les temps d'action liminaires, pour une intensité donnée de l'excitation auditive,

décroissent quand la fréquence vibratoire des sons s'accroît. Les valeurs de la chronaxie s'ordonnent en fonction des fréquences vibratoires, suivant une hyperbole asymptote à l'axe des coordonnées. Cela signifie que le produit de la durée chronaxique t par la fréquence f est constant, c'est-à-dire que la chronaxie correspond à un même nombre de vibrations, du moins

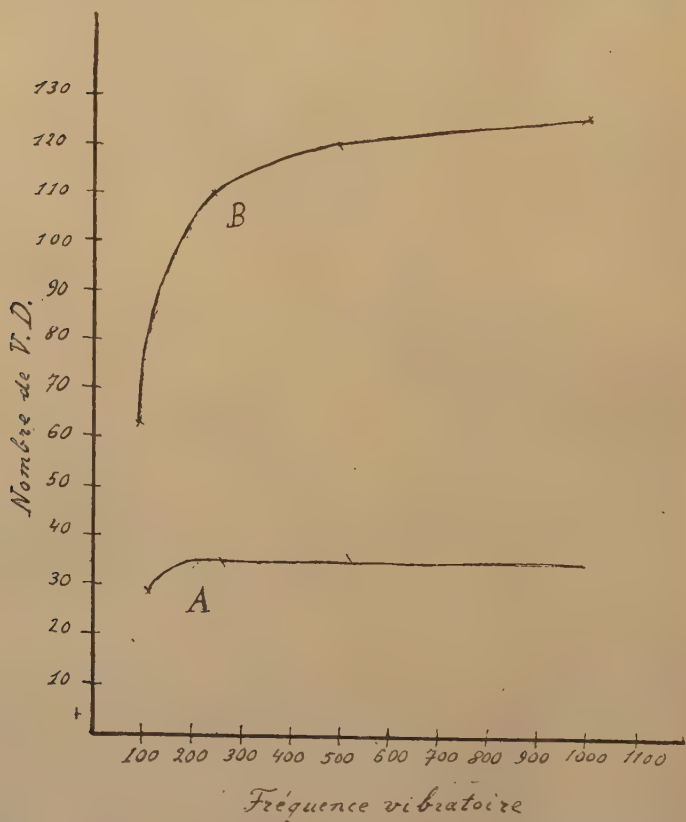


Fig. 6. — Variation du nombre de v. d. (en ordonnées) correspondant pour les différentes fréquences vibratoires (en abscisses) à la valeur de la chronaxie (A) et à celle de la limite de sommation (B).

à partir de 200 v. d. (34, 34, 25, 35 et 34 v. d. pour les quatre sons les plus élevés), ce nombre étant sensiblement le même chez les divers sujets étudiés¹. Avec le son de 100 v. d., il se

1. Il ne faudrait pas attacher trop d'importance au nombre absolu des vibrations impliqué dans les durées chronaxiques. Il est probable qu'en

produit une déviation par rapport à la loi linéaire simple $tf = k$ (le nombre de vibrations de la chronaxie n'est plus que de 29) (fig. 6).

En ce qui concerne les limites de sommation, le nombre-limite de vibrations deviendrait plus petit au fur et à mesure que la fréquence diminue : 125 ; 120 ; 110 et 63 v. d. Bien que la détermination de la limite de sommation soit plus incertaine que celle de la chronaxie, cette variation ne paraît pas fortuite ; elle s'accroît notamment pour le son le plus bas. Du fait de cette action inégale de la fréquence sur les deux durées caractéristiques mesurées, il résulte une variation dans la constante n de la loi qui relie le temps d'action liminaire t à l'intensité $t = \frac{a}{i^n}$. Cette constante décroît avec la fréquence revêtant les valeurs 1,87 (1.000 v. d.), 1,77 (500 v.d.), 1,68 (250 v.d.) et enfin 1,12 (100 v. d.)

En somme, ces résultats, tout en montrant une variation régulière des données caractéristiques d'excitabilité, semblent indiquer que le nombre des vibrations mécaniques peut compter dans l'excitation auditive.

C) Expériences sur la persistance auditive

Elles ont visé à déterminer l'effet des sons interrompus à la fréquence maxima, c'est-à-dire à la fréquence égale à la moitié de celle des sons employés comme stimulus. Aussi ont-elles consisté à faire observer attentivement les sons discontinus produits dans le récepteur téléphonique tant au point de vue de la discontinuité qu'à celui de la hauteur tonale. Deux fréquences seulement (200 et 1.000 v. d.) ont été utilisées comme excitants. Plus de quinze sujets ont été interrogés, dont certains ayant une aptitude musicale prononcée. La faculté de discerner et de comparer les hauteurs tonales était d'ailleurs la qualité suffisante pour décrire les caractères des sons perçus. Tous les sujets ont donné les réponses concordantes en ce qui concerne le caractère discontinu des sons observés. Plus particulièrement pour le son plus grave (200 v. d.) ils ont noté une discontinuité très nette. Les impulsions tonales successives leur apparaissaient comme séparées par des vides et la sensa-

faisant ces déterminations dans des conditions de silence plus satisfaisantes nous aurions trouvé des temps d'actions plus brefs. Ce qui doit importer avant tout, c'est la constance de ce nombre et l'allure de la loi établie dans les conditions identiques d'expérimentation.

tion éprouvée par quelques-uns d'entre eux a été décrite comme ressemblant à « un roulement de tambour » extrêmement rapide. Il fut en outre constaté par toutes les personnes interrogées qu'en dehors d'un élément de bruit qui accompagnait les sons discontinus (et qu'on devrait sans doute attribuer à l'effet des contacts à frottement) leur timbre était changé. A la saillie tonale marquée et à une sorte d'éclat propre des sons continus s'opposait un caractère terne, moins sonore, pour ainsi dire, des sons interrompus.

Alors que pour le son de 200 v. d. il y avait lieu de parler d'une succession rapide des impulsions tonales séparées par des intervalles vides, pour le son de 1.000 v. d. une pareille netteté n'était pas observable. Pourtant, quand il était interrompu 500 fois par seconde, il offrait l'apparence d'une rugosité très fine, ou, suivant l'expression de certains sujets, d'un papillottement ou tremblement très rapide. Une plus grande vitesse de ce tremblement en comparaison avec le son de 200 v. d. s'imposait aussi à l'attention des observateurs. En tout cas, la différence entre l'aspect uni du son discontinu et le caractère finement rugueux du même son au cas d'interruption fut généralement reconnue comme très marquée. Des expériences furent faites aussi pour voir l'effet de la variation de l'intensité excitatrice sur la perception des sons discontinus. Il put être établi qu'au moins dans les limites de l'intensité physiologique variant de 1 à 100 (l'intensité 1 correspondant au seuil de base) l'influence de l'intensité ne se faisait pas sentir. Cependant, aux environs du seuil la perception des caractères de la sensation devenait difficile, sinon impossible.

Une autre question posée à tous les sujets était celle relative au caractère tonal du son discontinu, en comparaison avec la hauteur du son continu. Il s'agissait de savoir si le son discontinu changeait de hauteur tonale ou bien s'il conservait la même tonalité. Il y avait lieu surtout de s'attendre à ce que le son discontinu fût caractérisé par une hauteur tonale correspondant à l'octave inférieure du son continu par suite notamment de la réduction de moitié de la fréquence des stimulations actives. Il n'en fut rien cependant, et la plupart des personnes interrogées n'ont pas eu de difficulté à retrouver l'identité de hauteur tonale pour les deux formes du stimulus.

En ce qui concerne le son de 200 v. d., quelques personnes croyaient constater un abaissement de la hauteur tonale au cas de l'interruption, mais, qui ne dépassait pas l'intervalle d'un ton.

En fait, cette constatation ne résultait pas d'une impression purement subjective ; elle tenait, dans tous les cas où elle a été faite, à des conditions définissables de l'allure du stimulus. Nous avons pu établir que toutes les fois que la hauteur tonale du son de 200 v. d. s'écartait, à la suite de quelque défaut du réglage, de la valeur fixée par le diapason, ce phénomène de baisse se produisait inévitablement. Mais une fois la correction nécessaire apportée, l'identité des hauteurs apparaissait tout à fait clairement. Cette identité fut également constatée pour le son de 1.000 v. d., qui, lorsque interrompu 500 fois par seconde, conservait la même hauteur. Il va de soi, d'ailleurs, que si, pour étudier le caractère discontinu des sons interrompus, on peut utiliser des fréquences relativement élevées (en tenant compte du facteur d'inertie susceptible d'intervenir dans l'appareil produisant le son), c'est surtout avec des sons graves qu'on peut mettre plus facilement en évidence la relation entre la durée de la période active et la hauteur tonale indépendante de la fréquence des impulsions effectives.

En résumé : 1° Les sons de 200 et de 1.000 v. d. interrompus à la fréquence maxima, c'est-à-dire de manière qu'une vibration complète soit suivie d'un intervalle vide de même période, loin de donner lieu à la fusion des pulsations individuelles, offrent le caractère de discontinuité apparente ; 2° dans ces conditions, bien que le nombre des périodes actives soit réduit de moitié, les sons discontinus conservent la même hauteur tonale qu'avaient les sons produits par les trains vibratoires non interrompus.

D'autres expériences furent faites pour mettre en évidence l'action d'une interruption brève isolée correspondant dans le cas des deux sons étudiés à 5σ et à 1σ respectivement. Comme il a été dit, c'est encore le cylindre interrupteur qui était employé de manière que l'interruption en question pût se produire à raison d'une fois par seconde. Tous les sujets étaient à même de percevoir comme une véritable lacune l'intervalle vide de 5σ. Par contre, l'interruption de 1σ manquait, pour certains sujets, de ce caractère de netteté et prenait plutôt pour eux l'apparence d'une reprise de son, d'une sorte de poussée).

IV

DISCUSSION DES RÉSULTATS

Les données expérimentales que nous avons établies dans nos recherches appellent quelques considérations théoriques. Elles touchent, en effet, directement ou indirectement à des points importants des principales théories imaginées pour expliquer l'ensemble des phénomènes auditifs. Elles apportent des arguments contre certaines théories en même temps qu'elles se prêtent à des interprétations autorisant à conserver les schèmes opposés sous une forme modifiée. Elles permettent enfin de préciser davantage « les zones d'incertitude » dans nos connaissances relatives au mécanisme auditif et de formuler, par conséquent, les problèmes dont la solution contribuerait à vérifier les conceptions se dégageant de ces recherches.

Nous allons donc envisager successivement, mais surtout comme constituant un ensemble, les lois de temps des sensations auditives afin d'examiner les conséquences qu'elles comportent au point de vue de la théorie de l'audition.

En ce qui concerne d'abord la loi de variation des temps d'action en fonction de l'intensité excitatrice, elle se signale par une étroite analogie avec des lois d'excitation exprimant la relation entre l'intensité du stimulus et la durée d'action, qui ont été mises en évidence pour l'excitation électrique des nerfs moteurs (L. Lapique) et pour l'excitation lumineuse chez l'homme, ainsi que chez les invertébrés (H. Piéron). Qualitativement, ces lois sont identiques : elles impliquent, quand on les considère sous l'aspect de la variation des quantités d'excitation liminaires, un accroissement de ces quantités lorsque leur action s'étale sur des durées de plus en plus longues. Aussi la courbe qui exprime l'accroissement suit-elle la même allure pour l'excitation auditive que pour l'excitation visuelle : c'est bien une parabole comprise entre une limite supérieure où la variation cesse de se produire (tout allongement du temps n'ayant plus aucun effet « utile »), et une limite inférieure au-

dessous de laquelle les quantités liminaires cessent de décroître, mais au sujet de laquelle il persiste encore quelque incertitude. En somme, le processus d'excitation de l'oreille ne fait pas exception à la loi générale caractéristique du phénomène d'excitabilité. Il est conforme, en outre, aux notions acquises en cette matière du fait qu'il comporte une constante d'excitabilité.

Ce qui doit frapper, en effet, dans les résultats obtenus dans notre recherche, c'est la constance remarquable, se maintenant non seulement pour un même sujet, mais aussi d'un sujet à l'autre, des temps d'action, des durées d'excitabilité correspondant aux intensités physiologiques données. Comme l'indique la variation moyenne relative, le degré de dispersion des valeurs expérimentales n'est que très faible. Tout comme pour un nerf moteur ou un muscle quelconque, il y a donc lieu de parler, lorsqu'il s'agit de l'excitation auditive, d'une constante de temps, d'une durée caractéristique d'excitabilité. En fait, comme il ressort des résultats des expériences avec les différentes fréquences vibratoires, ces durées caractéristiques d'excitabilité sont fonction de la fréquence et paraissent indépendantes des variations individuelles. Ce qu'il importe cependant de souligner, c'est la différence quantitative entre les lois de variation de l'énergie liminaire dans l'excitation rétinienne et dans l'excitation auditive. En étudiant directement les temps d'action dans l'excitation rétinienne fovéale et périphérique, H. Piéron ¹ a trouvé comme limite de sommation dans l'excitation des cônes centraux ou périphériques une durée un peu supérieure à 3 secondes. Pour les bâtonnets, cette valeur se place aux environs de 0,800 sec. Ainsi, pour ces derniers, on serait en présence d'une plus grande vitesse dans la mise en jeu de l'excitabilité.

Or, dans l'excitation auditive, les durées caractéristiques d'excitabilité variables en fonction de la fréquence vibratoire sont notablement moindres. Entre les fréquences allant de 100 à 1.000 v. d. les limites de sommation passent de 0,6 sec. à 0,1 sec. environ. Cette différence doit pouvoir s'expliquer comme relevant d'une plus grande durée que prend dans l'excitation rétinienne la phase de sommation périphérique comportant notamment une réaction photo-chimique par laquelle serait engendrée la substance excitatrice du nerf. Dans le cas du pro-

1. Travaux cités à la page 11.

cessus physiologique auditif, il semble donc que nous soyons en présence d'une excitation mécanique plus directe des neurones.

Il est clair, d'autre part, que la différence doit être encore plus notable entre les durées caractéristiques d'excitabilité de l'appareil auditif et les constantes de temps, les chronaxies, des neurones correspondants. C'est que, dans l'excitation sensorielle, il faut tenir compte du rôle intermédiaire de l'organe récepteur périphérique interposé entre les neurones et le champ d'action des excitants physiques, et dont le fonctionnement peut s'effectuer suivant des lois physiques ou chimiques autres que les lois propres du processus d'excitation au sens strict du mot. Ainsi, le tympan fonctionne, abstraction faite du phénomène d'accommodation, suivant des lois qui sont celles de vibration des membranes, et qui n'ont rien à voir avec les lois d'excitabilité. On pourrait en dire autant du fonctionnement de l'organe de Corti, considéré comme un appareil pourvu de propriétés mécaniques et élastiques définies et tout à fait indépendamment de ses connexions avec les neurones. Ainsi, une bonne partie du retard de la réponse sensorielle sur le début d'action du stimulus devrait être rapportée à l'inertie de l'appareil récepteur périphérique. Cependant la loi établie ne suffit pas à préciser la part des retards décroissants sous l'action des intensités excitatrices croissantes, attribuables aux différents éléments de la voie réceptrice totale. Le temps d'action mesuré par la méthode directe comprend, en fait, la durée qui s'écoule entre le début de l'action de l'excitant et le moment où cette action suffit pour déclencher la sensation. Pour le son de 1.000 v. d., la limite de sommation est de 125σ et la durée d'action du stimulus dont l'intensité est double de celle du seuil fondamental (l'analogue de la chronaxie de Lapicque) a la valeur de 34σ . Grâce aux recherches de Bourguignon, nous savons que les valeurs de chronaxie du nerf optique se rapprochent beaucoup de celles trouvées directement dans l'excitation électrique des nerfs moteurs rapides. Les chronaxies enregistrées par Bourguignon sont notamment pour le phosphène périphérique¹ (excitation des bâtonnets) de $1,2\sigma$ à $1,8\sigma$ et pour le phosphène central (excitation des cônes) de $2,1$ à 3σ . Quant à la vitesse d'excitabilité du nerf vestibulaire, elle fut trouvée par

1. Georges BOURGUIGNON et Renée DÉJEAN, Double chronaxie du système optique de l'homme (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIV, p. 750, 1926). Mêmes auteurs, (*C. R.*, t. CLXXX, p. 169, 1925).

le même auteur comme s'exprimant par la chronaxie égale à $18\sigma^1$. Comme les durées caractéristiques d'excitabilité auditive, rapportées plus haut, sont notablement supérieures aux valeurs probables des chronaxies des neurones auditifs, force est d'admettre que ces durées d'action relèvent en partie seulement du retard d'excitation des neurones et que la plus grande partie en doit être attribuée à l'inertie de l'appareil périphérique. Au reste, ce n'est qu'en appliquant une méthode indirecte, à savoir celle des temps de réaction, — comme H. Piéron l'a fait pour l'analyse de la latence visuelle — qu'on pourrait dissocier dans la latence auditive totale les différentes phases et préciser, en même temps que leurs valeurs numériques, leurs lois de décroissance respectives, en fonction des intensités croissantes. En recourant à cette méthode, peut-être réussirait-on à mettre en évidence et à préciser numériquement la phase de réception strictement périphérique, précédant l'excitation du nerf. Il est bien possible, d'ailleurs, que cette phase subisse sous l'action de l'intensité du stimulus une réduction suivant une loi autre que celle exprimant la décroissance des temps d'action, et qui serait qualitativement et surtout quantitativement différente suivant la fréquence vibratoire. Une telle recherche, au cas où elle aboutirait aux résultats escomptés, contribuerait à éclaircir certaines propriétés de l'organe récepteur périphérique. Il semblerait que la variation supposée de retard de réponse sensorielle, d'origine strictement périphérique doive tenir aux différences concernant le degré de résistance élastique, aussi bien qu'aux différences de masse des points électivement actifs de l'appareil récepteur.

La loi de variation de l'énergie liminaire touche aussi au problème particulièrement épineux des rôles respectifs joués dans le processus d'excitation auditive par les facteurs d'intensité et de fréquence, dont dépend l'énergie de l'excitant acoustique. En opérant avec une même longueur d'onde, comme nous l'avons fait pour l'établissement de cette loi, l'énergie de l'excitant n'est fonction que de l'amplitude vibratoire. Des excitants de fréquence différente peuvent présenter cependant une même valeur d'énergie physique apportée au niveau de l'appareil récepteur. La question se pose donc de savoir si deux stimuli équivalents au point de vue de l'énergie, mais

¹ *Id.*, Chronaxie normale du nerf vestibulaire de l'homme (*Revue neurologique*, juin 1927).

réalisés avec des fréquences vibratoires différentes, ont une même efficacité pour la mise en jeu de l'excitabilité. Des recherches sur la variation de la « sensibilité absolue » en fonction de la fréquence vibratoire (Zwaardemaker et Quix ¹, M. Wien ² ; Fletcher et Wegel ³) ont montré qu'il y a une région de l'échelle tonale dans laquelle le seuil est atteint avec un minimum d'énergie. Mais la durée d'action n'ayant pas été envisagée dans ces recherches, elles ne permettent de tirer aucune conclusion quant à la quantité d'énergie « utile » intervenant dans le processus d'excitation auditive. Aussi la vraie signification de l'optimum de sensibilité pour une région déterminée n'est-elle pas aisée à fixer. Il y aurait lieu de se demander si la fréquence, en tant que vitesse de changement des pressions et des déplacements, n'aurait pas un coefficient d'efficacité propre, tout comme la vitesse d'application du stimulus dans l'excitation tactile se montre être un facteur d'efficacité.

Abordons maintenant les problèmes que soulève la deuxième des lois établies dans nos recherches, celle qui exprime la variation des durées d'excitabilité caractéristiques en fonction de la fréquence vibratoire. Quelle est sa signification et de quelles interprétations est-elle susceptible ?

Si, au lieu de la traduire graphiquement — comme nous l'avons fait — de manière à faire ressortir le nombre de périodes impliquées dans les durées caractéristiques d'excitabilité, nous avons porté ces durées (notamment les chronaxies) exprimées dans les unités de temps, en ordonnées et les fréquences correspondantes en abscisses, nous aurions obtenu une courbe permettant de saisir leur décroissance régulière suivant une courbe d'allure hyperbolique au fur et à mesure que la fréquence s'accroît. Nous serions ainsi amenés, par l'effet d'interpolation légitime, à admettre qu'à des stimuli de fréquences différentes, compris entre 100 et 1.000 v. d. correspondent des constantes d'excitabilité différentes et dont les valeurs présentent une variation régulière en fonction de la hauteur tonale. Or, si l'on s'en rapporte à la notion, précisée tout particulièrement dans les recherches de L. Lapicque et de son école, de spécificité neuronique, caractérisable au point de vue expérimental par la constante de temps de l'excitabilité ou chronaxie,

1. ZWAARDEMAKER et QUIX, *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1904, p. 39 : *Id.*, *Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg.*, t. XXXIII, 1904, p. 401.

2. M. WIEN, *Pflüg. Arch. f. d. Ges. Physiol.*, XCVII, p. 1, 1903.

3. FLETCHER et WEGEL, *Phys. Rev.*, 1922, p. 553.

on est immédiatement porté à voir dans la loi en question l'expression de la spécificité des voies de réception auditive par rapport à la fréquence vibratoire. En d'autres termes, il devrait s'ensuivre qu'à chaque fréquence perceptible corresponde une voie de réception élective caractérisée par une durée propre d'excitabilité. Ainsi interprétée (mais c'est la seule interprétation plausible qui s'accorde avec les données précises apportées par les recherches sur le phénomène d'excitabilité) la loi de variation des durées caractéristiques d'excitation auditive constituerait un argument solide en faveur des théories de l'audition dites « théorie de lieu » suivant lesquelles la perception des sons de hauteurs différentes serait fondée sur un système de spécificité locale. Et, par là même, serait aussi résolu le problème qui était encore récemment débattu, problème posé par la question de savoir si c'est au niveau cortical ou bien au niveau de l'appareil sensoriel qu'a lieu l'analyse des sons complexes en éléments qualitativement plus simples. De fait, comme le temps d'action caractéristique, variable en fonction de la fréquence vibratoire, comprend la durée d'action du stimulus nécessaire pour la mise en activité de la voie totale intéressée dans la réponse sensorielle, il ne peut faire aucun doute que la spécificité ne commence à jouer à partir d'un niveau précédant l'excitation du nerf.

Toutefois, en poussant un peu plus loin l'analyse de ces données si nettement favorables à la spécificité locale dans la réception auditive, on pourrait avancer une tout autre hypothèse concernant en particulier le « lieu propre » de la spécificité, en se demandant sur le fonctionnement de quelle partie de la voie réceptrice elle est essentiellement fondée. Le sens de cette question, qui semblerait peut-être oiseuse au premier abord, prend cependant plus de relief quand on pense que théoriquement la loi de variation des durées caractéristiques d'excitabilité en fonction de la fréquence pourrait recevoir une autre interprétation. Il ne serait pas absurde de supposer qu'il y ait dans la décroissance de ces durées une partie variable, en rapport avec les excitabilités propres des neurones, et une partie constante à laquelle la première viendrait s'ajouter et qui résulterait du fonctionnement global de toutes les parties « mécaniques » de l'appareil auditif. Une hypothèse pareille (mutatis mutandis) du fonctionnement global à un certain niveau de réception était provisoirement envisagée par Hemplholtz dans son raisonnement sur le mécanisme de l'oreille interne pour

être ensuite écartée par l'interprétation, que l'on connaît, de la persistance des sensations sonores déterminées par les trilles. Or, en la supposant vraie, il faudrait, en présence des données expérimentales apportées par notre recherche, admettre comme une de ses conséquences qu'une vibration complète étant reproduite d'une façon identique dans tous les segments de l'organe de Corti où aboutissent les terminaisons des neurones, le processus électif serait effectué directement par les neurones en vertu d'un accord entre leurs propriétés chronologiques et les fréquences vibratoires du stimulus.

Mais ce qui autoriserait, en premier lieu, à écarter cette supposition, c'est l'ordre de grandeur des chronaxies dont seraient affectées les voies nerveuses intéressées dans la réception des fréquences basses, la valeur de la constante chronologique d'excitabilité devant dépasser, dans ce cas, $1/100^{\text{e}}$ de seconde, ce qui ne s'accorderait pas avec les valeurs de vitesse d'excitabilité se montrant caractéristiques du type des nerfs rapides auquel appartiennent les nerfs sensoriels. Et, d'autre part, il serait difficile d'imaginer de quelle manière, sans une intervention préalable d'un mécanisme séparateur fondé sur un processus de nature plutôt physique, la restitution de fréquences composantes pourrait être opérée au niveau des neurones auditifs. Il est vrai qu'il y a une théorie de l'audition, celle de Wrightson¹ nommément, qui ne serait pas incompatible avec une telle hypothèse. Wrightson affirmait qu'en considérant dans une onde complexe, traduite graphiquement, les distances des amplitudes maxima positives et négatives ainsi que celles des points de passage par la position d'équilibre (« crossing-points ») il était possible de démêler dans cette vibration les fréquences composantes susceptibles de conserver ainsi leur individualité. Mais, outre que l'allure d'une onde complexe supposée par Wrightson ne s'approche qu'imparfaitement de l'allure réelle, il y a lieu de tenir compte de la faculté que possède l'appareil auditif de répondre à une vibration unique agissant isolément. Et dès lors, la remarque suivante s'impose : Si l'ensemble des terminaisons des neurones auditifs était affecté d'une manière identique par une onde complexe, on pourrait entendre un son pourvu d'un timbre tout différent que celui qui doit résulter des vibrations partielles composantes. Car, d'une part, l'appareil

1. Sir Thomas WRIGHTSON, *An enquiry into the analytical mechanism of the internal ear*, 1918.

auditif, étant capable de répondre aux variations de pression « uniques » (sans suite périodique), déterminant des sensations de hauteur définie, et, d'autre part, une onde complexe étant une succession de variations de pression séparées par des intervalles inégaux et dans laquelle les périodicités composantes ne se traduisent dans leur individualité que d'une façon très effacée, il devrait y avoir, en supposant une électivité neuro-nique directe, des réponses sensorielles qualitativement distinctes à ces pressions « résultantes ». Or, il est évident qu'une telle conception ne saurait se maintenir en présence de la loi d'Ohm.

Ces considérations nous conduisent donc à admettre, suivant la première interprétation, que la spécificité locale commence à jouer à partir du niveau du limaçon, et qu'un point électif à ce niveau de la voie sensorielle forme avec le neurone qui lui correspond une unité fonctionnelle.

Mais en face d'une telle conclusion, ne serait-on pas en droit de remarquer qu'en admettant ainsi le fonctionnement électif de l'oreille on se rapproche singulièrement de la théorie de résonance de Helmholtz ? Cette théorie, en affirmant une différenciation fonctionnelle de la membrane basilaire, n'était-elle pas fondée aussi sur la notion d'énergie spécifique des nerfs de Johannes Müller ? Certes, chaque donnée expérimentale confirmant le fonctionnement électif de l'oreille par rapport à la fréquence vibratoire est susceptible d'entrer dans le schème d'une théorie de résonance. Cependant, des difficultés sérieuses doivent surgir si, d'une part, les données de fait s'accumulent, établissant la spécificité locale dans la réception auditive, et, d'autre part, des faits sont mis en évidence qui ne sont pas compatibles avec la notion d'un mécanisme résonnantiel. Or, la liste des données d'expérience qu'on fait valoir contre la théorie de résonance et qui n'est pas négligeable, se trouve encore augmentée d'une donnée fournie par nos recherches concernant notamment la persistance auditive et qui infirme — comme nous le montrerons plus loin — une des plus importantes prémisses de la déduction de Helmholtz. Donc, étant donné d'un côté le fait du fonctionnement électif, et, d'un autre côté, l'impossibilité d'accorder un certain nombre de faits solidement établis avec les lois physiques de résonance, il y a lieu de formuler le postulat suivant : l'appareil auditif périphérique comporter un mécanisme séparateur qui, sans se fonder

strictement sur le principe de résonance, puisse néanmoins expliquer le pouvoir d'analyse de l'oreille.

Parmi les travaux récents de physiologie de l'audition, il y en a un qui, en apportant des données importantes sur la différenciation fonctionnelle de la membrane basilaire, peut contribuer à corroborer la conception d'une spécificité locale. C'est celui que Wegel et Lane¹ ont effectué sur l'effet masquant des sons. Ces deux physiciens, après avoir établi les lois numériques précises du masquage, ont été conduits, pour expliquer ces lois, à définir une conception du fonctionnement électif de la membrane basilaire. Voici, en quelques mots, quelle est cette conception élaborée par Wegel et Lane et quelles sont les données d'expérience qui lui servent d'appui :

Lorsqu'on fait agir sur l'oreille deux sons purs simultanément, l'un peut exercer un effet masquant sur l'autre, suivant le rapport de leurs fréquences et de leurs intensités respectives. Les intensités ayant été évaluées en multiples de l'intensité liminaire, on peut, pour chaque couple de fréquences étudiées, représenter graphiquement l'allure du phénomène quand on porte en abscisses les intensités du son masquant et en ordonnées le rapport des intensités ou pressions pour lequel le masquage disparaît et les deux sons se laissent entendre simultanément. En étudiant ainsi le masquage avec plusieurs sons différents compris entre 150 et 5.000 v. d., Wegel et Lane ont trouvé : 1° qu'un son de fréquence beaucoup moindre que le son masquant n'est que faiblement masqué par des intensités faibles, et à peine quand ces intensités sont grandes ; 2° qu'un son de fréquence beaucoup plus élevée que le son masquant n'est pas nettement masqué pour les intensités faibles mais que le masquage devient perceptible lorsque l'intensité est accrue considérablement ; 3° que, d'une manière générale, l'effet du masquage est d'autant plus marqué que les sons se trouvent plus près dans la série de fréquences vibratoires.

Aussi, pour expliquer le mécanisme d'une telle allure de masquage de son en fonction de la fréquence et de l'intensité, ils envisagent le dynamisme du limaçon comme fondé sur un fonctionnement global. Point de parties fonctionnant d'une manière indépendante, ce qui semble s'accorder avec les données sur la structure de la membrane basilaire. Lorsqu'une onde acous-

1. R. L. WEGEL et C. E. LANE, The auditory masking of one pure tone by another and its probable relation to the dynamics of the inner ear (*Phys. Rev.*, XXIII, 2, 1924).

tique s'exerce sur l'oreille, le mouvement de masse du liquide cochléaire ne peut s'effectuer, — disent Wegel et Lane — que par un déplacement de la membrane basilaire. Or, ce déplacement, pour une fréquence donnée, aurait un maximum situé en un point défini et qui décroîtrait en pente abrupte des deux côtés de l'élévation. Au fur et à mesure que la fréquence augmente et que le changement de pression devient plus rapide, la position du point à déplacement maximum se rapprocherait, à partir de l'hélicotrema, du bout initial de la membrane, de la fenêtre ovale. Ainsi, suivant cette conception du mécanisme de la membrane basilaire, deux fréquences vibratoires très voisines produiraient une action maxima en deux points également très rapprochés, et la différence juste perceptible de deux fréquences correspondrait alors à une distance minima sur la membrane, distance détectable par la méthode de masquage. La distribution des points spécifiques de réception caractérisés par un déplacement maximum et devant correspondre à toutes les fréquences discernables a été calculée par Wegel et Lane en se fondant sur les données relatives à la sensibilité différentielle établies par Knudsen (limite supérieure d'audibilité 15.000 v. d.) et en admettant une même distance pour deux maxima vibratoires successifs (0,02 millimètres, la longueur de la membrane basilaire étant prise comme égale à 0,31 millimètres).

Cette conception de Wegel et Lane, qui s'accorderait bien avec celle qui se dégage de notre travail, est certes très ingénieuse, mais elle pose quelques problèmes délicats. Elle exclut d'abord l'électivité par mécanisme résonnantiel, ne serait-ce qu'en admettant un fonctionnement global de la membrane basilaire et la sujétion de cette membrane à un régime de vibrations forcées. Par là, elle peut s'accorder aussi avec les données d'expérience établissant l'absence de phénomène de persistance auditive apparente. Elle nous laisse toutefois dans l'ignorance quant à la question de savoir en vertu de quel mécanisme physique connu s'opère la séparation effective des périodicités composantes qui vont attaquer les différentes régions de la membrane basilaire. La plus ou moins grande rapidité de changement de pressions successives, variant en fonction de la fréquence, peut-elle fournir par elle-même la clef du mécanisme assurant l'action distincte des différentes périodicités ? L'intervention des ondes stationnaires semblerait devoir être exclue étant donnée la différence entre les dimensions du limaçon et la longueur des ondes sonores dans presque toutes les octaves des fréquences audibles.

Cette dernière remarque vise, d'ailleurs, aussi la théorie de résonance et, d'une manière générale, tous les mécanismes supposés du fonctionnement de l'oreille interne qui ne tiennent pas compte des longueurs d'ondes acoustiques par rapport aux dimensions du limaçon. On conçoit difficilement, en effet, que des corps ayant des dimensions ou des masses de l'ordre de grandeur de celles qui caractérisent les parties constitutives de l'organe de Corti, puissent avoir des périodicités du même ordre que les ondes acoustiques excitatrices.

C'est aussi pourquoi une étude effectuée récemment par R. Wagner ¹ d'un modèle de la membrane basilaire à dimensions notablement supérieures à celles que cette membrane possède en réalité, ne saurait aucunement être considérée comme une démonstration satisfaisante du mécanisme résonnantiel de l'oreille, bien que le modèle confectionné corresponde entièrement aux conditions qu'Helmholtz a supposées être caractéristiques de la membrane basilaire et qu'il a prises en considération pour en déduire théoriquement la loi de vibration.

Mais passons à un autre problème que suscite la loi de décroissance des durées caractéristiques d'excitabilité en fonction de la fréquence. Quand on admet la spécificité locale dans le fonctionnement d'un mécanisme physiologique on peut toujours se demander à quel point cette spécificité est rigoureuse et si à la différenciation fonctionnelle établie par voie expérimentale correspond une différenciation de structure anatomique présentant le même degré de finesse. La loi de décroissance régulière des durées caractéristiques d'excitabilité en fonction de la fréquence vibratoire implique, en effet (en tenant compte des limites de fréquence pour lesquelles elle a été établie), une spécificité valable pour toutes les hauteurs tonales discernables, comprises entre ces limites de fréquence. A chaque échelon différentiel devrait correspondre, en conséquence, un point et une voie réceptrice propres ayant des caractères chronologiques d'excitabilité, ne fussent-ils, que légèrement différents. Cependant, que l'on admette la spécificité neuronique ou qu'on se fonde, comme les auteurs du siècle dernier, sur la notion d'énergie spécifique des nerfs, on accepte implicitement des quanta sensoriels pour la qualité de hauteur tonale. Or, comme l'a fait

¹ R. WAGNER, Eine Membrane deren Eigenschwingungszahl in Richtung einer ihrer Dimensionen von Ort zu Ort sich ändert. Zugleich ein Modell der Membrana basilaris des Ohres im Sinne der Helmholtzschen Theorie des Hörens (*Zeitschr. f. Biol.*, 87, p. 77-84, 1928).

remarquer très justement E. Boring¹, on a échoué jusqu'à présent à mettre en évidence d'une façon péremptoire l'existence des quanta relativement à la hauteur tonale. C'est même une des raisons qui ont orienté cet auteur vers la théorie de fréquence qui est parfaitement compatible avec un « continuum sensoriel ». On ne saurait contester, que le problème des quanta sensoriels ainsi posé crée, en présence des multiples données appuyant l'hypothèse de spécificité locale, une difficulté qu'on ne doit pas méconnaître, mais qui examinée de plus près ne paraît pas insurmontable.

On pourrait supposer notamment que la spécificité locale conditionnant la perception de hauteur tonale ne soit pas absolument rigoureuse, mais qu'elle serait susceptible de répondre à plusieurs fréquences très peu différentes. Aussi, en reprenant la chaîne du raisonnement de Boring il serait possible de lui donner la tournure suivante : soit dans la région de l'échelle tonale où se trouve la fréquence 435 v. d., la valeur de la fraction différentielle égale à 0,3 v. d. Il s'ensuit que l'échelon perceptible sera 435,3 v. d. De même pour la fréquence 435,2 v. d. on devra trouver que le limen différentiel est à 435,5 v. d. Il en résulte, dit Boring, que, entre 435,2 et 435,3 v. d. on devrait saisir une différence liminaire (et il devrait y avoir, par conséquent, pour ces fréquences si peu différentes, des points spécifiques distincts). Mais comme dans la détermination des seuils différentiels, la valeur d'accroissement de 0,1 et de 0,2 v. d. se montre imperceptible, rien ne nous garantit qu'en commençant une fois la détermination avec 435,0 v. d. et une autre fois avec 435,2 v. d., nous ayons mis en jeu la même voie élective. De l'une de ces fréquences à l'autre, le processus d'excitation engendré pourrait même présenter une très petite différence chronologique, cependant encore au-dessous de la valeur nécessaire pour produire deux réponses sensorielles distinctes. Dès lors, la signification de la fraction différentielle serait celle-ci : elle représenterait la différence minima dans les vitesses des excitabilités mises en jeu pour qu'une différence liminaire des qualités tonales puisse être perçue. Aussi, en admettant une spécificité locale non pas absolue, mais relative au sens que nous venons de définir, il importerait peu que les points et les voies affectées fussent les mêmes ou spatialement différents, tout en restant « voisines » dans ce dernier cas.

1. Edwin G. BORING, Auditory theory with special reference to intensity, volume and localisation (*Am. J. of Ps.*, XXXVII, 1926, p. 156-188).

Notons aussi que le problème du seuil différentiel pour la hauteur tonale se pose différemment suivant qu'on le détermine en excitations successives ou qu'on étudie les effets d'une excitation produite par deux sons peu différents et agissant simultanément. En ce qui concerne cette dernière méthode d'investigation, l'on sait qu'elle est inséparable de la production des battements. Mais, comme l'ont montré les recherches de Stumpf¹, il y a une différence critique de fréquences des sons primaires pour laquelle la hauteur du son « battant » apparaît comme distincte de celles des sons primaires également décelables dans le complexe de l'excitant. Il y aurait donc lieu de tenir compte, si l'on veut éclaircir la question des quanta sensoriels en rapport avec la finesse de différenciation en « lieux spécifiques », des effets aussi bien de l'excitation simultanée que successive.

Mais ce qui paraît surtout nécessaire pour bien étayer une conception de spécificité locale, c'est la confrontation des résultats de l'expérimentation psycho-physiologique avec les données sur la structure de l'appareil de réception auditive. Une telle confrontation a été faite, on le sait, par Helmholtz qui, pour donner à sa théorie un fondement aussi dans la structure de l'appareil auditif, a mis en ligne de compte les connaissances qui, de son temps, étaient acquises sur la différenciation structurale de l'organe de Corti. Mais depuis, les recherches sur la structure du limaçon et la voie nerveuse de l'audition ont abouti à des précisions nouvelles qui devraient être rapprochées des données également plus précises sur la sensibilité différentielle.

Parmi les derniers travaux consacrés à la structure du système récepteur auditif, ceux de Poljak² ont abouti aux résultats sur lesquels pourrait bien s'appuyer une conception de spécificité locale. Suivant l'auteur, ils postulent même la spécificité. Il suffit, au point de vue de nos considérations générales, de souligner les plus importantes des données établies par les recherches de Poljak. Après avoir signalé l'existence des deux types de terminaisons nerveuses aboutissant aux cellules sensorielles de l'organe de Corti, Poljak expose l'essentiel de ses recherches dans les termes que voici :

1. STUMPF, *Tonpsychologie*, II, § 27.

2. S. POLJAK, Ueber den allgemeinen Bauplan des Gehörsystemes und über seine Bedeutung für die Klinik und für die Psychologie (*Zeitschr. f. d. ges. Neurol. und Psychiat.*, 110-1-49, 1927).

« Les deux sortes de fibres possèdent le caractère et la valeur des « neurones individuels », c'est-à-dire des éléments conducteurs tels, qui reçoivent les excitations dans un territoire limité de la surface sensorielle, et qui les propagent sans qu'elles se mêlent les unes avec les autres (« unvermischt »)... « Les différents segments du limaçon, c'est-à-dire les faisceaux de fibres dérivant du ganglion spinal ne se mêlent pas, en réalité, mais ils arrivent aux segments tout à fait définis des centres auditifs primaires du bulbe »... « L'arrangement des éléments cellulaires et fibreux des centres auditifs primaires du bulbe, n'est pas homogène, et sans ordre ; tout spécialement, ces éléments sont ordonnés d'une façon strictement spatiale, stratiforme, dans le tuberculum acusticum et dans la plus grande partie du noyau central et accessoire »...

« Ces données semblent être suffisantes — conclut Poljak — pour affirmer en principe une réception et une propagation isolées des stimuli acoustiques qualitativement différents. »

Si cependant les données qu'on doit à la recherche de Poljak suffisent pleinement pour donner à la conception de spécificité locale un fondement anatomique sérieux, elles ne permettent pas d'effectuer la comparaison entre le degré de différenciation structurale et le nombre des quanta de hauteur tonale que l'on déduit de la valeur du seuil différentiel variable suivant les fréquences. A cet effet, il faudrait connaître plus exactement que ce n'est le cas, le nombre des neurones individuels composant le nerf auditif. Mais là-dessus, il manque encore des données précises.

La conception de spécificité neuronique, en tant qu'elle implique une différenciation fonctionnelle des voies réceptrices auditives au point de vue des caractères chronologiques d'excitabilité, ne serait pas non plus en désaccord avec les principaux faits relatifs à la localisation auditive latérale. Elle pourrait même fournir un schème théorique permettant leur unification satisfaisante. Des recherches expérimentales consacrées à la perception de la direction des sons et des bruits ont établi, comme on le sait, l'existence des trois mécanismes conditionnant cette perception. Elle reposerait notamment, suivant les conditions de la stimulation ; 1^o sur la différence des intensités excitatrices au niveau des deux oreilles ; 2^o sur la différence des temps d'accès du stimulus au cas d'un choc ou d'un bruit isolé ; 3^o sur la différence des phases vibratoires aux deux tympons quand le stimulus est constitué par un train d'ondes acoustiques,

le décalage des phases assurant une localisation très précise jusqu'à une certaine limite de fréquences. Des expériences ayant montré que des effets perceptifs identiques pouvaient être réalisés en mettant en jeu, dans les conditions définies, soit le processus de l'inégalité des intensités, soit celui du dyschronisme des phases et, d'autre part, les valeurs de différence des temps qui correspondent au seuil de latéralisation ou de déplacement angulaire, s'étant révélées approximativement identiques dans le processus de différence des phases et dans celui du retard des temps d'accès, des tentatives ont été faites par divers auteurs en vue de réduire les trois mécanismes apparemment distincts et indépendants à un mécanisme unique qui serait réellement à la base de l'orientation auditive. Or, aux essais de réduire le mécanisme de différence des phases à celui des intensités, H. Piéron¹ opposa, en 1922, l'hypothèse contraire, fondée sur la conception du fonctionnement nerveux qui fait état de la notion de chronaxie, c'est-à-dire de constante chronologique d'excitabilité. Les différences de temps effectives dans la perception de direction des sons qui sont de l'ordre du cent-millième de seconde ne pouvaient prendre, d'ailleurs, leur pleine signification, qu'à la lumière des données établissant que les durées de cet ordre de grandeur interviennent réellement dans le processus d'excitation des nerfs rapides. Aussi, il devait sembler légitime de penser que si la localisation auditive comporte une inhibition au niveau mésencéphalique, cette inhibition pourrait s'opérer en vertu de la différence dans la vitesse de propagation des deux excitations symétriques. Pour ramener le mécanisme des intensités à celui des phases, H. Piéron fit notamment appel à la loi, qu'il avait établie, de décroissance des temps de latence dans l'excitation visuelle. La réduction, que cette loi implique, des retards du franchissement des synapses s'effectuant en fonction des intensités croissantes permet, en effet, d'admettre que la propagation de l'influx nerveux peut avoir une durée moindre dans celle des deux voies symétriques qui reçoit une stimulation plus forte. C'est ainsi que s'expliquerait l'équivalence au point de vue des effets physiologiques d'un écart de temps et d'une différence des intensités au niveau des deux tympans. Or, il est évident que la loi des variations des temps d'action dans l'excitation auditive constitue, en tant qu'elle concerne la phase la plus importante de la latence totale, un argument en faveur de cette hypothèse, sus-

1. H. PIÉRON; L'orientation auditive latérale (*Ann. psych.*, XXIII, 1922).

ceptible, d'ailleurs, d'être soumise à une vérification expérimentale, suivant un procédé indiqué également par H. Piéron : comme l'accélération de la propagation en fonction des intensités est très grande aux environs du seuil et diminue au fur et à mesure que l'intensité s'accroît, on doit s'attendre à ce que la déviation apparente de la source sonore soit notablement plus grande pour un même rapport des intensités aux environs du seuil qu'au niveau des intensités fortes, en accusant ainsi une diminution progressive dont l'allure pourrait être rapportée à la loi de décroissance des temps d'action.

En parlant des mécanismes perceptifs de l'orientation auditive latérale dans leurs rapports avec l'aspect chronologique de l'excitabilité, il importe de signaler certaines difficultés que soulève le fait de l'efficacité physiologique de la différence des phases. Car il y aurait là une indication de l'importance, au point de vue des propriétés de l'influx nerveux, de chaque période individuelle considérée dans son évolution vibratoire. Cette présomption serait même corroborée par le fait que la période vibratoire envisagée individuellement au point de vue de sa durée et de sa forme, semble être un facteur essentiel, comme on le verra plus loin, dans la production de la sensation tonale. Que, d'autre part, la période vibratoire comme telle, puisse intervenir dans le processus d'excitation auditive, nous en avons une indication dans les données numériques obtenues dans nos expériences qui montrent que les chronaxies correspondant à des fréquences variant de 200 à 1.000 v. d. comportent un nombre à peu près constant de périodes. Il ne faudrait peut-être pas attribuer à cette particularité du processus d'excitation auditive une importance excessive, étant donné le caractère conventionnel que présente la chronaxie comme mesure expérimentale (pour un autre multiple de l'intensité rhéobasique la relation en question pourrait bien ne pas se vérifier). Il n'en reste pas moins que si une relation devait intervenir entre la fréquence vibratoire du stimulus acoustique dans lequel chaque période aurait une efficacité propre, et le caractère périodique des courants d'action impliqués dans l'influx nerveux, la difficulté ne manquerait pas de se présenter à concilier cette dépendance avec une série de données contenues dans les récentes publications d'Adrian et de Zotterman¹ qui ont mis

1. ED. ADRIAN, The impulses produced by sensory nerve endings (*J. of Physiol.*, LXI, 1926). — ED. ADRIAN et Y. ZOTTERMAN, The responses of a single end-organ (*Ibid.*).

en évidence une relation entre l'intensité du stimulus et la fréquence des courants d'action dans les voies nerveuses sensitives. En effet, suivant leurs résultats, l'augmentation de l'intensité du stimulus se traduirait par un accroissement de la fréquence des courants d'action. En s'appuyant sur cette donnée il serait possible d'expliquer d'une manière satisfaisante le mécanisme de l'intensité auditive, une fois qu'on a admis la spécificité locale pour rendre compte de la perception de hauteur tonale. Toutefois les indications qu'on peut tirer des travaux d'Adrian et de Zotterman sur le mécanisme de l'intensité du stimulus dans l'excitation nerveuse sont encore insuffisantes à l'heure actuelle pour tenter l'élaboration d'une théorie de l'intensité tonale. Leur importance consiste en ce qu'elles ont permis d'écarter l'hypothèse d'un fonctionnement des nerfs sensoriels suivant la loi de « tout ou rien », par le jeu du nombre variable des éléments intéressés — hypothèse qui aurait été un écueil pour toute théorie de spécificité locale prise pour base de la qualité sensorielle.

Il convient de considérer maintenant les résultats acquis dans les expériences avec les sons discontinus. Ils offrent, au point de vue du mécanisme de réception auditive, plusieurs aspects qu'il est préférable d'envisager séparément. Celui que nous allons examiner tout d'abord est fourni par le fait même de discontinuité apparente mis en évidence pour les sons de 200 et de 1.000 v. d. Or, ce fait est en contradiction avec les données qui ont été établies dans toutes les recherches antérieures portant sur la persistance auditive et qui ont abouti à la constatation d'une fusion se produisant avant même que l'intervalle d'interruption n'ait atteint la durée d'une période. Dans l'histoire des recherches relatives au facteur « temps » dans l'excitation auditive, nous avons fait entrevoir les causes d'erreur possibles auxquelles ce résultat et, partant, cette contradiction devraient être attribués. Comme seul point de rapprochement entre les données d'expérience qui s'opposent si manifestement, nous pourrions indiquer le fait général de décroissance de l'intervalle critique pour lequel la fusion se produit trouvé dans toutes les autres recherches. On aurait pu en déduire qu'avec une technique expérimentale permettant d'éviter tous les effets perturbateurs on aurait enregistré, probablement, pour chacune des fréquences étudiées, un intervalle critique plus rapproché de la valeur d'une période. Quoi qu'il en soit, l'absence de fusion constatée pour des fréquences assez éloignées aussi bien dans

les expériences avec les sons discontinus que dans celles visant l'effet d'une interruption brève isolée, infirme les conséquences théoriques que l'on déduisait à la suite de Helmholtz du phénomène illusoire de persistance auditive et de la prétendue variation de cette persistance, suivant la fréquence vibratoire. De fait, ce sont les données de l'observation des trilles, établissant leur degré de netteté différent suivant la région de l'échelle tonale, qui, à côté des quelques autres caractères des sensations de son, ont induit Helmholtz à interpréter cette pseudo-persistance comme un indice sûr du fonctionnement électif de l'oreille sur la base du mécanisme résonnantiel. Il est à peine besoin de faire remarquer qu'en présence d'une donnée de fait contraire et obtenue avec le contrôle indispensable de l'allure du stimulus, la théorie de résonance se trouve privée d'un important argument en sa faveur qui constituait même la pierre angulaire de sa construction mathématique.

Il faut admettre, dès lors, qu'en réalité, l'amortissement du phénomène vibratoire au niveau de l'appareil récepteur périphérique étant très rapide — et ce qui importe davantage — de durée égale pour des fréquences vibratoires différentes, le comportement de cet appareil n'est pas conforme aux lois physiques de résonance. Ce ne serait pas, du reste — on le sait bien — la seule donnée expérimentale en contradiction avec l'hypothèse de résonance. On peut en signaler une autre, qui est également en rapport avec les recherches concernant le rôle de la durée du stimulus dans la sensation auditive : de même que l'étude de la phase du processus sensoriel consécutive à la cessation de l'action du stimulus montre l'absence d'un amortissement progressif appréciable, de même pour la phase initiale d'action du stimulus, un phénomène « pendant » a pu être observé qui montre qu'au point de vue des propriétés physiques de l'appareil électif, la conception d'un mécanisme résonnantiel ne saurait se maintenir. C'est la faculté que présente l'appareil auditif de répondre par une sensation de hauteur définie à un stimulus ne comportant qu'une seule période vibratoire. Il est vrai que, pour obtenir avec une vibration unique l'effet d'une sensation tonale, il faut que cette vibration soit affectée d'une forme et d'une énergie convenables ; il n'en reste pas moins que si les points électifs de l'appareil périphérique fonctionnaient en résonateurs ils seraient tous ébranlés par une vibration agissant isolément, la réponse élective d'un point particulier ne

pouvant commencer, dans l'hypothèse de résonance, qu'à partir d'une deuxième vibration tout au moins.

Ainsi, en ce qui concerne la partie de l'appareil récepteur auditif qui répond aux stimulations extérieures par des phénomènes mécaniques, déplacements et variations de pression, nous serions en présence d'un mécanisme susceptible de suivre la pression excitatrice comme un système dépourvu, à l'égard des fréquences du stimulus, d'une périodicité propre, qui, dans le cas où elle existerait, tout en étant, en outre, variable dans les différents segments de l'appareil, devrait se manifester par une persistance plus ou moins appréciable. Cet état de fait n'exclut pas d'ailleurs une inertie variable des différentes régions de l'appareil périphérique qui semblerait même résulter de la variation des durées caractéristiques d'excitabilité en fonction de la fréquence et qui aurait sans doute quelque importance dans le jeu du mécanisme séparateur. Il va aussi de soi que l'absence de persistance au niveau de l'appareil périphérique ne préjuge en rien d'une persistance probable au niveau des neurones qui se trouve même indiquée, comme nous le montrerons plus loin, par certaines observations significatives bien qu'encore insuffisamment précisées.

Mais les résultats des expériences avec les sons discontinus, outre qu'ils apportent des éclaircissements sur le comportement de l'appareil auditif périphérique, sont susceptibles de jeter une nouvelle lumière sur le mécanisme de l'audition tonale. En interrompant les sons de 200 et 1.000 v. d. de manière qu'une période « pleine » constituée par une vibration complète fût suivie d'un intervalle vide de même durée, il a été constaté que la hauteur du son discontinu loin de se changer en l'octave correspondant à la moitié de la fréquence en jeu, conservait nettement sa qualité tonale inchangée. Or, ce résultat nous est apparu immédiatement comme la confirmation d'une donnée obtenue dans une recherche antérieure qui a permis de mettre en évidence la relation entre la durée propre d'une période unique et la sensation de tonalité ¹. Il en résultait notamment que pour produire une sensation de tonalité définie, ce n'est pas la fréquence en tant que répétition des chocs ou des impulsions qui serait une condition essentielle mais plutôt la durée propre et la forme de la variation de pression excitatrice. En effet, à côté de la période vibratoire, la forme de l'oscillation

1. Travail cité p. 17.

semblait avoir, pour la production de l'impression tonale, une importance décisive. Il y avait lieu de penser que, si dans les nombreuses recherches consacrées à la question, cette relation n'a pu être établie, cela tenait au fait que la forme du stimulus employé s'écartait davantage de l'allure sinusoïdale que ce ne fut le cas dans nos expériences où elle se trouvait réalisée, grâce aux propriétés de la technique expérimentale, d'une manière plus satisfaisante. Et, dès lors, la notion de « saillie tonale » qui serait l'analogie de la saturation chromatique — notion suggérée par H. Piéron — a dû sembler la plus appropriée pour rendre mieux compte du mécanisme de la perception tonale.

Or, cette conception du mécanisme assurant la sensation de tonalité se vérifie pleinement par les données qu'ont fournies les expériences avec les sons discontinus. Elles laissent entrevoir, avec plus de netteté encore, le rôle qui reviendrait dans la production du phénomène de tonalité à la durée de la période vibratoire individuelle et à la forme de la variation de pression. Il est hors de doute que là encore, la dépendance de la sensation tonale de ces deux facteurs a pu être mise en évidence grâce à l'emploi d'une technique par laquelle ils étaient réalisés à un degré considérable de pureté.

En somme, la sensation de hauteur tonale semble être déterminée par l'action au niveau des neurones d'une variation de pression dans la mesure où cette variation comporte une vitesse suffisante et une forme se rapprochant de la sinusoïdale. Plus une forme donnée s'éloignerait de celle-ci, et plus la saillie tonale deviendrait faible, pour disparaître dans une sensation de bruit qui résulterait de l'action des pressions de formes irrégulières. Il est superflu de faire remarquer qu'une telle conception du mécanisme de l'audition tonale ne s'accorde pas avec celle qui est généralement adoptée et qui reconnaît à la fréquence, en tant que celle-ci implique la répétition périodique des impulsions, le rôle déterminant dans la production de la sensation tonale. De fait, d'après la conception classique, les sons seraient produits par la « fusion » des stimulations auditives distinctes lorsque celles-ci se succédant rapidement atteignent une certaine fréquence. Quant au rôle éventuel que la forme de l'oscillation au cours d'une période pourrait jouer dans la production de la qualité de hauteur, il est intéressant de noter que Helmholtz l'a expressément nié en affirmant que, à cet égard, « la nature du mouvement d'un corps mobile pen-

dant une période était tout à fait indifférente » ¹. Certes, les stimulations sonores qu'on reçoit ordinairement ont leur source dans les trains d'ondes élastiques, une excitation avec une seule période (si l'on fait abstraction des bruits brefs à forte saillie tonale) n'étant qu'un artifice de laboratoire. Toutefois, à la lumière de ce fait que, sous les conditions définies, la forme et la durée propre de la période vibratoire sont des facteurs essentiels déterminant la hauteur tonale, on est amené aussi à préciser les conditions de l'action de la périodicité en tant que répétition régulière des impulsions excitatrices. Il y a lieu de remarquer notamment :

1. Que la fusion des impulsions individuelles agissant sur l'oreille périodiquement ne commence pas à partir d'une fréquence qui serait constante et toujours la même quelles que soient la forme et la durée des ondes individuelles constituant ces impulsions ;

2. Qu'il doit y avoir une relation entre la fréquence de fusion d'une part, et la durée des ondes individuelles constitutives d'une série périodique, d'autre part.

Il est aisé de s'apercevoir, en effet, que si la fusion des stimuli individuels engendrés par la variation des pressions successives devait se produire à partir d'une fréquence de succession constante : 1° il ne serait pas possible de réaliser des interruptions d'un son quelconque à cette fréquence sans éveiller en même temps la sensation d'un son qui y correspondrait ; 2° on ne pourrait jamais observer des battements au delà de cette fréquence et jusqu'à la limite observée déjà par Helmholtz de plus de 100 par seconde. Or, c'est surtout dans le phénomène de fusion des battements que paraît se manifester la relation trouvée entre la fréquence et l'étalement dans le temps des variations de pression périodiques. Plus leur période est grande et plus tôt doit être sentie la fusion des variations de pression surajoutées par l'effet de l'interférence, fusion qui peut se traduire dans la perception d'un son distinct ².

Rien ne montre, d'ailleurs, aussi clairement le bien-fondé de

1. HELMHOLTZ, *Die Lehre von den Tonempfindungen*, 6^e édition, 1913, p. 15.

2. Il va de soi qu'une telle interprétation de la fusion des battements rend superflu le recours à l'hypothèse de résonance pour expliquer les différents degrés de vitesse des battements, variables en fonction de la fréquence des sons primaires qui les engendrent, c'est-à-dire qu'elle dispense de faire appel aux différents degrés d'amortissement des hypothétiques résonateurs cochléaires.

la conception de l'audition tonale basée sur la durée propre et sur la forme de la période vibratoire, en dehors de la succession périodique, que les expériences classiques sur la production des sons avec une roue dentée. Quand le mouvement de rotation de la roue est près de s'éteindre, on entend distinctement les chocs des dents contre un carton ou un autre objet mais qui sont dépourvus d'un caractère tonal marqué, bien que leur succession soit d'une fréquence encore notablement supérieure à celle de la limite inférieure approximative d'audibilité. On peut réaliser ainsi une excitation vibratoire de l'appareil auditif comportant la possibilité de la perception différentielle des variations de fréquence, mais qui n'engendre aucunement une impression nette de hauteur tonale. Il y aurait peut-être lieu de considérer une telle sensation comme intermédiaire entre une sensation de son et une sensation proprement vibratoire fournie par le jeu des organes et des mécanismes sensoriels spéciaux.

Notons en passant que Helmholtz tout en niant explicitement l'importance de la forme oscillatoire d'une vibration considérée dans son individualité l'a entrevue pourtant à propos du problème de la limite inférieure d'audibilité. En discutant notamment au chapitre xix de son monumental ouvrage la valeur des différentes méthodes qui permettraient de déterminer cette limite, il a exprimé à propos d'un dispositif utilisé à cette fin par le physicien Savart la critique suivante : « les chocs d'air séparés sont ici trop brefs par rapport à la période vibratoire totale »¹.

On serait donc en présence d'un mécanisme de l'audition tonale fondé essentiellement sur la durée propre et sur la forme de la pression s'exerçant au niveau du nerf acoustique. Aussi est-ce aux propriétés de ce mécanisme qu'on devrait probablement attribuer la discontinuité apparente des sons interrompus à la fréquence maxima avec la conservation du caractère tonal correspondant à la fréquence employée.

Mais cela étant, n'y aurait-il pas lieu, en partant toujours des données fournies par l'étude des sons discontinus, d'envisager la possibilité d'un mécanisme d'audition brut et de l'opposer à celui qui conditionnerait la perception de hauteur tonale ? Quel serait alors le trait distinctif du mécanisme assurant la sensation auditive brute dépourvue du caractère tonal ? Comme cette modalité de sensation est constituée par ce

1. HELMHOLTZ, p. 293.

qu'on appelle le bruit et qu'elle se trouve engendrée au point de vue de l'allure du stimulus par des variations de pression, doit l'allure est loin de suivre la forme sinusoïdale, il ne serait peut-être pas sans raison de penser que c'est l'action d'une variation de pression en général qui déterminerait la réponse auditive brute. Quant à la forme sinusoïdale, elle se superposerait, pour ainsi dire, au phénomène de variation de pression constituant un facteur général d'excitation pour donner naissance à une impression tonale. Il y aurait sans doute quelque artifice d'abstraction à dissocier ainsi la variation de pression de la forme qu'elle peut revêtir. Néanmoins, l'importance reconnue dans les recherches sur l'excitabilité nerveuse de la forme du stimulus électrique semblerait autoriser cette manière d'approcher la question¹. Aussi, en attribuant à la forme de la pression le rôle d'un facteur surajouté, on diminuerait peut-être la difficulté que nous avons déjà signalée et qui surgit à propos du rôle de la période individuelle dans le processus physiologique auditif.

En réalité, dans la stimulation auditive, le processus d'excitation au niveau du nerf semble être en général conforme aux lois établies dans le domaine de l'excitabilité nerveuse: Outre la loi de variation des temps d'action liminaires, on en a la preuve dans quelques observations relatives à l'intensité apparente des sons discontinus. Avec une marge d'intensités physiologiques variant de 1 à 100 environ, il a été constaté d'abord, au cours des expériences avec les sons discontinus, que la variation de l'intensité ne produit pas d'effets appréciables. Que le son fût faible ou plus intense, les sujets percevaient la discontinuité avec la même facilité, sauf, bien entendu, aux environs du seuil où la sensation devenait naturellement très effacée. Mais ce résultat est loin de trancher définitivement le problème

1. On pourrait compléter les considérations précédentes par la remarque que voici : l'idée de voir dans un bruit l'effet du mélange d'un très grand nombre de sensations produites par des vibrations de différentes fréquences, agissant simultanément, et qu'il serait impossible de dissocier à l'audition à cause de leur nombre très élevé, est un essai de reconstitution d'un phénomène primitif avec des éléments obtenus dans l'analyse d'un phénomène secondaire beaucoup plus complexe. Dans cette conception, le bruit serait le résultat de la mise en jeu du mécanisme de l'audition tonale. On mettrait ainsi la charrie devant les bœufs. Dans le cas de bruits prolongés, produits par un train d'oscillations très irrégulières, il reste toujours après l'opération sélective de l'appareil séparateur donnant lieu à la perception d'une tonalité définie, mais qui n'aboutit pas à l'extraction du complexe vibratoire d'un son comparable comme saillie tonale à un son pur, un élément de bruit irréductible à aucune tonalité.

de l'action possible de l'intensité excitatrice d'un stimulus discontinu. Cette supposition serait justifiée notamment par l'observation suivante : l'intensité apparente d'un son discontinu produit par un train de vibrations coupées est notablement plus grande que celle d'une vibration unique agissant isolément en dehors de toute succession. Il s'ensuivrait que lorsque les stimuli représentés par des vibrations discontinues sont suffisamment rapprochés, comme dans nos expériences où l'intervalle vide était égal à une période, il y a un effet résiduel de chaque vibration qui ne disparaîtrait pas entièrement au cours de l'intervalle séparant le passage de l'excitant. Ce serait donc un phénomène analogue à celui constaté par L. Lapique ¹ dans ses recherches sur l'addition latente qui ont permis de mettre en relief le degré variable de la décroissance de l'excitation. Mais, cet aspect important de l'effet sensoriel des sons discontinus doit être encore précisé par des expériences qui consisteraient à déterminer la variation de l'intensité apparente en fonction des intervalles vides aussi bien qu'en fonction de la durée des passages du son.

CONCLUSIONS

1^o Le processus d'excitation de l'appareil auditif est conforme à la loi générale d'excitabilité exprimant la variation des intensités liminaires en fonction des durées d'action. Aussi les lois trouvées de variation des intensités et des quantités d'excitant liminaires pour la fréquence de 1.000 v. d. sont-elles qualitativement les mêmes que celles qui furent établies pour l'excitation électrique des nerfs moteurs (loi de Hoorweg-Weiss, précisée par L. Lapique) et pour l'excitation lumineuse chez l'homme et chez les invertébrés (loi de Blondel et Rey et loi de Piéron). En ce qui concerne tout particulièrement la variation des quantités liminaires, qui, dans le cas d'un stimulus acoustique se confondent avec les énergies pour une même fréquence

1. L. LAPIQUE, Sur la théorie de l'addition latente (*Annales de physiologie et de physico-chimie biologique*, t. 1, 1925).

vibratoire, cette variation suit l'allure de la loi parabolique d'un caractère plus général, formulée par H. Piéron comme loi de variation des quantités liminaires dans l'excitation sensorielle et qui s'exprime par l'équation : $it = at^v$;

2° Les durées caractéristiques d'excitabilité (limite de sommation et chronaxie) déterminées pour les fréquences de 100, 200, 250, 500 et 1.000 v. d. présentent une variation régulière en fonction de la fréquence vibratoire. Elles décroissent notamment au fur et à mesure que la fréquence s'accroît. Cependant, l'allure de la décroissance n'est pas la même, suivant qu'il s'agit de la limite de sommation ou de la chronaxie. (Le terme de chronaxie introduit par L. Lapique est employé dans ce travail comme l'équivalent d'un temps d'action correspondant à une intensité double de celle du seuil fondamental).

Pour cette dernière, la formule d'interpolation est $t = \frac{k}{f}$, où t signifie durée d'excitation, f fréquence vibratoire, et k une constante correspondant au nombre approximativement constant de périodes vibratoires (35 v. d.) impliquées dans la durée du processus d'excitation, se montre satisfaisante. Les limites de sommation n'accusent pas le même taux de décroissance ; elles décroissent plus lentement et ne se montrent pas être, par conséquent, des multiples constants de la valeur chronaxique ;

3° La durée caractéristique d'excitabilité est liée à la fréquence vibratoire et ne dépend pas, autant qu'on a pu l'observer, des variations individuelles, pas plus que des oscillations ordinaires de l'état de sensibilité auditive chez un même sujet ;

4° En se fondant sur les données acquises dans le domaine des recherches sur l'excitabilité nerveuse et générale (travaux de L. Lapique et de son école) autorisant à considérer les différences des constantes chronologiques de l'excitabilité (chronaxies) comme des indices de la spécificité neuronique, la loi de variation des durées caractéristiques d'excitation auditive en fonction de la fréquence vibratoire a été interprétée comme étant l'expression de la spécificité locale dans la réception de hauteur tonale ;

5° Il a été ensuite établi, par la réfutation d'une supposition contraire, que cette spécificité locale commence à jouer à partir d'un niveau précédant l'excitation du nerf, c'est-à-dire dès l'étape constituée par les organes du limaçon ;

6° Étant donné que, d'une part, la conception de spécificité locale s'appuie sur un certain nombre de faits solidement éta-

blis et que, d'autre part, on se trouve en présence d'une série de faits expérimentaux qui ne sont pas compatibles avec l'hypothèse de résonance, le postulat suivant a été énoncé : l'analyse des sons au niveau du limaçon doit s'opérer par un mécanisme séparateur fondé sur un principe autre que celui de résonance au sens strict de ce terme ;

7° La conception d'une spécificité locale telle qu'elle se dégage de ces recherches trouve un appui dans les données d'un travail récent (Poljak) sur la structure de l'appareil nerveux de réception auditive.

8° Faute de données précises sur le nombre des neurones auditifs, il n'est pas possible de savoir actuellement à quel point la différenciation structurale correspond à la différenciation fonctionnelle de l'appareil auditif s'exprimant dans la perceptibilité différentielle. En tout cas, la spécificité locale, en tant qu'elle pourrait être valable pour des groupes de fréquences très peu différentes, n'est pas en opposition avec les données des recherches sur la sensibilité différentielle qui semblent ne pas confirmer l'existence des quanta sensoriels pour la hauteur tonale ;

9° La conception de spécificité locale, fondée sur la notion expérimentale de vitesse d'excitabilité variant d'une voie réceptrice à l'autre, peut fournir un schème explicatif pour les phénomènes de localisation auditive latérale en appuyant une hypothèse énoncée par H. Piéron. Elle permettrait, en particulier, sous réserve d'une vérification expérimentale indiquée de ramener le mécanisme des intensités à celui des différences chronologiques ;

10° Les expériences avec les sons discontinus aussi bien que celles avec des interruptions isolées pour la durée d'une période établissent l'absence de fusion des excitations apportées au niveau de l'appareil récepteur par des stimuli distincts, chaque stimulus étant constitué par une vibration complète. Ce résultat infirme les prémisses expérimentales sur lesquelles est fondée la déduction mathématique de la théorie de résonance de Helmholtz. Il justifie le postulat énoncé plus haut que le mécanisme d'analyse des vibrations complexes au niveau du limaçon doit avoir un principe autre que celui de résonance ;

11° Le fait qu'un son interrompu à la fréquence maxima, c'est-à-dire de manière que des vibrations complètes actives soient séparées par un intervalle vide de même période, con-

serve la hauteur tonale correspondant à la fréquence employée, apporte la confirmation du résultat d'une recherche antérieure montrant qu'une seule période vibratoire suffit pour produire la sensation de hauteur tonale, à la condition toutefois, que la forme de la vibration se rapproche de la forme sinusoïdale ;

12° A la lumière de cette donnée, la conception suivante du mécanisme de l'audition tonale a été formulée : la sensation de hauteur tonale ne serait pas déterminée par la fréquence vibratoire en tant que celle-ci signifie répétition régulière des stimulations, mais dépendrait essentiellement de la durée propre de la période vibratoire et de la forme de cette dernière. C'est la forme sinusoïdale de la variation de pression excitatrice qui assurerait le maximum de saillie tonale comparable à la saturation chromatique ;

13° A ce mécanisme de l'audition tonale pourrait être opposé un mécanisme d'audition brute qui consisterait dans l'effet exciteur de toute variation de pression ayant une vitesse suffisante, au niveau des neurones auditifs, indépendamment de la forme de cette vibration, qui aurait ainsi la signification d'un facteur surajouté déterminant des effets perceptifs particuliers ;

14° Plusieurs problèmes ont été formulés dont la solution serait susceptible de confirmer les conceptions générales qui se dégagent de ces recherches.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1. L'Homme de La Chapelle-aux-Saints.
2. Le géotropisme.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 31 juillet 1928.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Pour le Recteur,

L'Inspecteur de l'Académie,

P. MASSOULIER.

Impr. R. BUSSIÈRE. — Saint-Amand (Cher). — 20-11-1928
